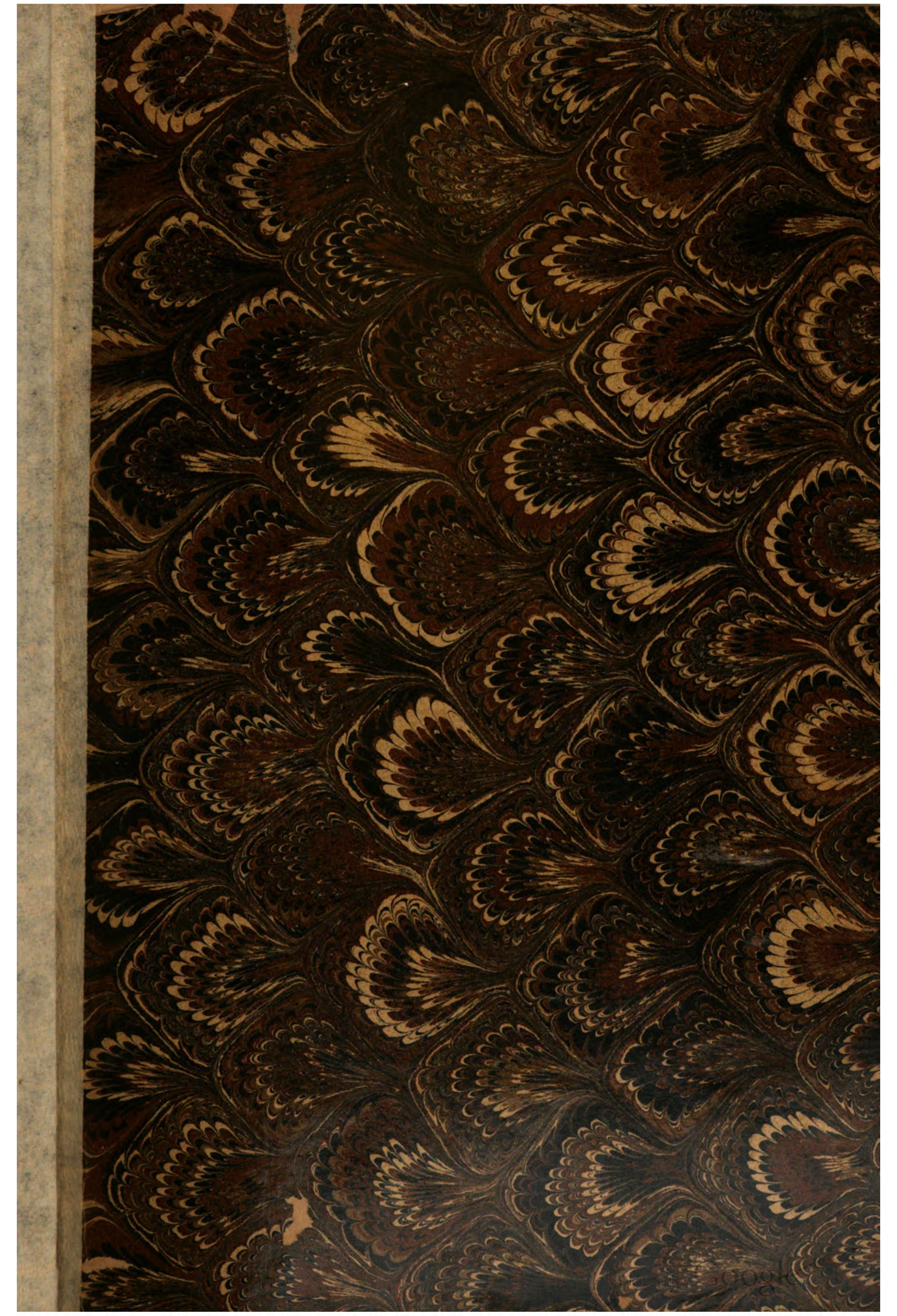


S 7740.28
SIGILL: COLL: HARVARD: CANTAB: NOV: ANGL: 1650.
CHRISTO ET ECCLESIAE



ZELLSUBSTANZ, KERN
UND
ZELLTHEILUNG

VON

WALTHER FLEMMING,
PROFESSOR DER ANATOMIE IN KIEL.

MIT 24 TEXTBILDERN UND 8 TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON F. C. W. VOGEL.
1882.

SEINEM LIEBEN LEHRER

FRANZ EILHARD SCHULZE,

PROFESSOR IN GRAZ

IN DANKBARKEIT GEWIDMET

VOM VERFASSER.

Vorwort.

Nächster Anlass zum Schreiben dieses Buches war, dass ich über Bau und Theilung der Zelle einige neue Ergebnisse und Erweiterungen von früheren mitzutheilen hatte. Diese hätten auch den Weg in eine Zeitschrift nehmen können. Es schien aber zeitgemäss, sie mit in ein Buch einzuordnen, das zugleich den heutigen Gesammtstand der Kenntnisse von den Gegenständen des Titels darzustellen sucht.

Denn das Meiste von diesen Erfahrungen ist enthalten in dem kurzen Zeitraum von 7—8 Jahren, ermittelt durch sehr vielseitige Arbeit auf verschiedenen Fachgebieten. Wer nicht selbst mitten in dieser Arbeit steht, hat es bei der Masse und Verstreutheit der Literatur schwer, ein Facit zu ziehen, noch schwerer, in Allem ein eigenes sicheres Urtheil zu finden.

Ich stellte mir also die Aufgabe, unter Mittheilung der eigenen Beiträge eine möglichst vollständige, aber zugleich möglichst kurze Sammlung und Bearbeitung dessen zu geben, was man das heutige Wissen über Bau der Zellsubstanz, Bau des Zellkerns, Formverhältnisse der Zelltheilung nennen kann: eine Bearbeitung, die hauptsächlich die thierische Zelle ins Auge fasst, die pflanzliche so weit thunlich in Vergleich zieht, und sich demnach vor Allem auf thier-biologischem Gebiet den Anatomen, Physiologen und Pathologen nützlich zu machen wünscht, doch vielleicht auch dem Botaniker in Manchem Auskunft bieten kann.

Hierbei kann sich das Buch zwar bei Weitem nicht ein Handbuch der allgemeinen Zellenlehre nennen; wie Vieles ihm dazu fehlt, zeigt unter Anderem schon ein Blick auf S. 6, und man soll überhaupt keine Lehrbücher über Dinge schreiben, die erst zum kleinsten Theil fertig sind. Man möge Vorliegendes höchstens hinnehmen als einen ersten vorläufigen Versuch in dieser Richtung, unternommen in dem Gedanken, dass dort, wo man noch kein Haus haben kann, auch eine zeitweilige Baracke von Nutzen sein mag.

Doch habe ich mich in der Form und Einrichtung der eines Handbuchs dieser Gegenstände zu nähern gesucht. Der Inhalt ist möglichst übersichtlich geordnet — wobei nicht zu umgehen war, dass die Capitel eine sehr ungleiche Länge erhielten, und einzelne in viele Unterabtheilungen gebracht wurden. Die Literatur ist in Verzeichnissen und Uebersichten nach Kräften vollständig gegeben, in letzteren chronologisch geordnet. Ich habe geschwankt, ob ich das Buch mit derselben beladen sollte, es entspricht dies aber seinem Zweck. Denn wer in diesen neuen Dingen und Fragen genaues Urtheil gewinnen will, muss auf die Originalarbeiten zurückgehen können: die Schwierigkeit, sie zusammenzufinden, ist nicht zum mindesten Schuld daran, dass ein näheres Interesse noch vielfach fehlt. — Doch wollte ich nicht zu lang sein und habe deshalb auch Manches, was wichtig ist, nur mit wenig Worten hindeuten können; hoffentlich so, dass auch danach Jeder leicht finden kann, was er besonders sucht.

Die physiologische Seite der Zellenlehre hat vor Kurzem in Hermann's Handbuch der Physiologie durch Engelmann (Flimmer- und Protoplasmabewegung), Hensen (Physiologie der Zeugung), Heidenhain (Absonderungsprocesse) und in anderen Theilen desselben Buches eine so ausgiebige Mitbearbeitung erfahren, dass viele functionelle Lebenserscheinungen der Zelle, welche ins Gebiet des Morphologischen fallen, hier unter Hinweis darauf ausgeschlossen werden konnten.

Zu solchen gehören aber nicht die Erscheinungen der Zelltheilung, denn dieser hat sich die Physiologie bisher nicht angenommen. Sie haben deshalb hier im III. Abschnitt specielle Bearbeitung erfahren. Man findet darin auch die Verhältnisse der pflanzlichen und protistischen Zelltheilung näher berücksichtigt und verglichen, aber die der thierischen, und zwar wesentlich die bei Wirbelthieren vorliegenden, vorangestellt und besonders genau behandelt: dies nicht nur mit Rücksicht auf die Fachkreise, an die ich mich vorzüglich wende, sondern auch, weil mir die thierischen Objecte bis jetzt die deutlichste Grundlage zum Verständniss der Vorgänge zu bieten scheinen. Wer über die speciellen Verhältnisse pflanzlicher Zelltheilung Auskunft sucht, findet dieselbe in reichstem Maass in Strasburger's schönem Werk: Zellbildung und Zelltheilung.

Durch das Entgegenkommen des Herrn Verlegers war es ermöglicht, das Buch reichlich mit Abbildungen zu versehen; ich wollte darin aber nicht mehr thun, als zum Verständniss der Darstellung gerade erforderlich schien. Denn es sind ja, namentlich in Bezug auf die Zelltheilung, sehr zahlreiche Zeichnungen schon früher von Anderen und mir selbst an anderen Orten publicirt; vielfach habe ich auf solche verwiesen. Wer sich nur zu orientiren wünscht, braucht durch diese Citate nicht gestört zu werden; wer dies oder jenes genauer verfolgen will, kann sie nützlich finden. — Die meisten Abbildungen sind neu gezeichnet; einen geringen Theil habe ich, mit gütiger Gestattung des Herrn Fr. Cohen in Bonn, nach früheren eigenen Tafeln aus dem Arch. f. mikr. Anatomie copirt oder umgearbeitet. Mit der Ausführung mehrerer Figuren, sowie bei Taf. VIII hat mein Assistent, Herr Bartels, mich freundlich unterstützt.

Besonders meinen Collegen Hensen, Heller und Möbius schulde ich für vielfache Hinweise und Unterstützung durch Literatur grossen Dank.

Wer in einem neuen Buch zunächst nach neuen Schlagworten sucht, wird im dritten Abschnitt irgendwelche Hypothesen oder theoretische Anschauungen über die Zelltheilung vermissen. Alle Constructionen, die in dieser Richtung bisher gemacht wurden, erscheinen wie Tastversuche in einem dunklen Raum, bei denen noch nichts mit Sicherheit gefühlt worden ist. Man wird sie fortsetzen müssen; hier aber, wo eine Vorlegung des heutigen Thatbestandes versucht wird, wollte ich mich nur an Greifbares halten.

Ausser dem Wunsch, ein Mittel zur Orientirung zu bieten, habe ich aber auch den anderen, den Anschauungen über die Zelle und ihren Bau zu weiterer Verbreitung zu helfen, die man auf S. 11, weiter im 12., 13. und 14. Capitel dargelegt findet, und neue Mitarbeit zu werben für das Viele, was in Zelle und Kern noch zu suchen bleibt.

Kiel, um Mitte October 1882.

Walther Flemming.

Inhaltsverzeichniss.

Dritter Abschnitt.

Zelltheilung.

Einleitung.

Seit vierundvierzig Jahren ist die Zelle erkannt als morphologisches und biologisches Element im Aufbau der Organismen; seit neunundvierzig Jahren ist der Zellkern als ihr eigenartiger Theil entdeckt. Und noch heute bleibt Beschaffenheit und Lebensthätigkeit der Zellsubstanz eins der tiefsten Räthsel, im Grunde das tiefste in der ganzen Biologie; noch heute ist die Kenntniss von den Functionen des Zellkerns so gering oder so unsicher, dass jetzt so gut wie zur Zeit der Entdeckung gefragt werden kann, wozu er da sei.

Diese Probleme fallen wohl zum grössten Theil in das Arbeitsgebiet der Physiologie und vor Allem der physiologischen Chemie. Beide aber scheinen nur zögernd ihre Thätigkeit auf wirklich mikroskopisches Gebiet lenken zu wollen, und haben zur Zeit so viel mit anderen, wichtigen und dankbaren Fragen zu thun, dass ihnen dies kaum verargt werden kann. Auch mag die Chemie und die Physik wohl mit nicht unberechtigter Vornehmheit auf eine Forschung sehen, die auf dem naiven Wege durch die sichtbare Form auch nur einen Schritt näher zu den Atomen gelangen will.

So hat die mikroskopische Morphologie anfangen müssen, auf eigene Hand ihren Weg in die Zelle zu suchen. Wenn man von dieser Arbeit nicht gleich grosse Erfolge sieht, so soll man nicht vergessen, dass sie sich in der Lage eines Ansiedlers in der Wildniss befindet, der die ersten Axtschläge in ungelichteten Wald thut. Man mag über ihn lächeln, weil er zunächst für nichts Augen hat, als was er unmittelbar um sich sieht und was ihm für sein nächstes Fortkommen frommt; man mag ihn auch tadeln, wenn er unter seinem täglichen Werk nicht gleich an alle Hülfsmittel denkt, die er anwenden könnte, und wenn er im Vordringen einmal falsche Wege einschlägt; man mag ihn kurzsichtig nennen, wenn er sich noch nicht viel Gedanken darüber macht, was aus dem zunächst gerodeten Land in Zukunft Alles werden kann. Aber bei alledem muss man es sich gefallen lassen, dass er der Civilisation die ersten Pfade haut.

Bei geringer Ermuthigung sind die ersten Ergebnisse dieser Forschung — der Forschung in der Morphologie und Biologie der Zelle an sich, wie ich vielleicht kurz sagen darf — noch gering, verstreut, und von Vielen unbeachtet geblieben. Um so mehr, weil die entwicklungsgeschichtlich-vergleichende Richtung, welche die Morphologie der letzten Jahrzehnte besonders einschlug, und die glänzenden Erfolge, welche sie davon trug, viele Kräfte zunächst von jener Aufgabe abgewendet haben. — Aber wer immer in dieser Zeit und unter diesen Arbeitern am Mikroskop sass, wird wohl oft dem Gedanken Raum gegeben haben, der den Schreiber dieses Buches vom Anfang seiner Lehr- und Arbeitszeit nie verlassen hat: dass man immer noch versäumt hat, in vollem Maasse anzufangen mit dem Anfang; dass wir Körper aufbauen aus Dingen, welche wir nicht kennen, und Lebensfunctionen construiren aus Factoren, von denen wir nichts wissen.

Wenn die verbesserten mikroskopischen Arbeitsmittel so treffliche Erfolge gaben und geben in der entwicklungsgeschichtlichen Formlehre, in der feineren Anatomie der Gewebe, und bald hier, bald dort auch in der Physiologie: so liegt es nahe, sich mit ihnen auch an einer wahren, allgemeinen Anatomie und Physiologie der Zelle selbst zu versuchen, und so kann es auffallend erscheinen, dass dieser Versuch so spät gemacht, diese Aufgabe so spät in ihrer vollen Ausdehnung begriffen worden ist.

Hiermit soll wahrlich Niemandem Unrecht geschehen. Es sind zahlreiche Vorstösse in den Bau der Zelle hinein seit langer Zeit gemacht worden; die Literatur bis in den Anfang der 70er Jahre giebt davon reichliches Zeugniss. Die Untersucher haben auch meistens die Wichtigkeit von Ergebnissen dieser Art nicht unterschätzt: man braucht nur zu sehen und zu lesen, mit welchem Eifer und besonderem Interesse fast immer Alles das beschrieben ward, was zu allgemeinen Fragen des Zellenbaues und Zellenlebens Beziehungen zu bieten schien. Trotzdem darf man sagen, dass bis in den Anfang des letzten Jahrzehnts alle Resultate dieser Art, mit einziger Ausnahme der ersten Arbeiten Frommann's (33, 34, s. unten), Vorstösse zu nennen sind, die gelegentlich, bei Arbeiten ganz anderer Tendenz, unternommen wurden, ohne bestimmt vorgestecktes, allgemeines Ziel, meistens selbst ohne den Gedanken, dass das, was man gerade an einer bestimmten Zellenart fand, auch für andere Bedeutung haben könnte.

Erst in neuerer Zeit, und bisher nur von Wenigen, ist consequent und bewusst auf das Ziel hingearbeitet worden, eine wirkliche Morphologie der Zellsubstanz und des Zellkerns aufzudecken, vitale Erscheinungen in ihnen optisch zu verfolgen und damit einen

nothwendigen Beitrag für eine wirkliche Cellularphysiologie der Zukunft zu liefern. Da ich seit dem Beginn meiner selbständigen Arbeit dies Ziel vor Augen gehabt und mich an seiner Verfolgung betheiligt habe, erlaube ich mir, ein Buch wie das vorliegende zu schreiben, da es bis jetzt kein Anderer hat thun wollen; indem ich mir dabei vollkommen bewusst bin, nur einer unter manchen Mitarbeitern und keineswegs der Erste zu sein, welcher den Gegenstand in seiner ganzen Tragweite erfasst hat.

Ueber diese Tragweite ist wohl noch vorweg ein Wort zu sagen; denn sie wird nicht von Allen gleich gross gefunden, von Manchen selbst ziemlich gering. In neueren Lehrbüchern, physiologischen wie morphologischen, vermisst man vielfach ein Capitel „Zelle", oder sieht es auf ein unzureichendes Minimum beschränkt. Der Physiologe mag das motiviren, indem er sagt, man wisse von „der Zelle im Allgemeinen" noch so wenig, dass die biologische Physik bis jetzt auch wenig damit anfangen kann. Eben darum muss es anders werden, und müssen die Morphologen vorangehen. Was die Pathologie betrifft, so operirt sie mit jener Zelle ja seit lange mit Erfolg, und die heutige Generation ist in VIRCHOW's Lehre der Cellularpathologie aufgewachsen. Trotzdem scheint auch hier noch nicht das Bedürfniss gefühlt zu sein, von Neuem allgemein zu sammeln, zu sichten und wieder zu prüfen, was man von den generellen Eigenschaften der Zelle weiss. Wer sich auch nur über einzelne ihrer Lebenserscheinungen, die besonderes pathologisches Interesse bieten, beispielsweise über ihre Vermehrungserscheinungen unterrichten will, wird in den pathologischen Lehrbüchern sich die Auskunft darüber bald hier, bald dort verstreut, unter den Capiteln „Epithelregeneration" oder „Pathologische Neubildung" oder anderen zusammenlesen müssen.

Wenn sich doch in der allerneuesten Literatur unverkennbar ein stärkeres Interesse für die cellularen Vorgänge regt, so darf man wohl sagen, dass es wesentlich nur angeregt worden ist durch die überraschenden neuen Ergebnisse über die Zell- und Kerntheilung, welche sich in wenigen Jahren gehäuft haben. Ohne sie wäre die cellulare Morphologie und Physiologie in der Wissenschaft wohl noch lange ein so wenig begehrter Artikel, dass es nicht lohnen würde, ein Buch wie dieses zu schreiben. Und doch ist es nur ein sehr vereinzelter und vielfach wohl überschätzter Fortschritt, der in diesen Entdeckungen über die Zelltheilung liegt. Es hat sich einmal wieder ein kleines neues Fenster aufgethan, durch das wir in das dunkle Leben der Zelle sehen können; es erlaubt einen unerwarteten, aber noch sehr undeutlichen und beschränkten Einblick. Es liegt darin kein Grund, sich bei diesem Einblick zu

beruhigen, wohl aber eine Ermuthigung, möglichst viele neue Fenster zu schlagen.

Es ist in Aller Munde, dass die Zelle der grundlegliche Baustein im Aufbau der zusammengesetzten Organismen, und dass das Leben des Gesammtorganismus ein Produkt aus dem Einzelleben seiner Zellen ist. Wenn das aber wahr ist, und wenn wir zugleich Systeme für homogene Immersion und eine mikroskopische Technik haben, welche uns thatsächlich erlauben, geformte Dinge in Zelle und Kern zu sehen und Veränderungen derselben zu verfolgen, so wäre es nicht verständlich, wenn man sich von der intensivsten Verfolgung dieses Zieles noch länger so fern halten wollte, wie es bis jetzt auf vielen Seiten geschieht.

Welchen Werth die Erkenntniss von Form- und Bauverhältnissen in der Zelle für die biologische Wissenschaft im Ganzen hat, darüber kann man freilich verschiedener Ansicht sein, da dieser Werth sich erst in zukünftiger Arbeit bewähren soll. Ich für mein Theil glaube, dass es ein hoher ist. Da aber Dinge und Anschauungen, welche ihn zu verringern scheinen, gerade neuerdings in besonders geistvoller Weise zur Sprache gebracht sind [1]), so möchte ich hier die Frage nicht umgehen, inwieweit auch ihnen gegenüber der Zelle ihr Recht bleibt.

Der oben ausgesprochene Satz nämlich, dass das Leben des Organismus ein Produkt des Lebens seiner Zellen sei, kann gewiss nicht in ganz unbeschränktem Sinn und Wortlaut gelten. Es giebt eine Lebenserscheinung des Gesammtorganismus, das Wachsthum, welche sich für jetzt nicht verstehen oder verständlich denken lässt bei alleiniger Recurrenz auf die zusammensetzenden Zellen, welche sich dagegen, für den Pflanzenkörper wenigstens, verständlich machen und sogar mathematisch construiren lässt unter vollständiger Nichtbeachtung und Ausschaltung der Einzelzellen und ihrer eventuellen Mitwirkung.

Ich verweise dafür auf die Arbeiten von Sachs [2]) und Schwendener [3]) über pflanzliches Wachsthum und auf die Ideen, die Rauber (a. a. O.) an dieselben in Bezug auf die thierischen Wachsthumsvorgänge angeknüpft hat. Sie gehen in der Hauptsache darauf hinaus, das Wachsthum der thierischen Substanz zur Endform eines

---

1) Rauber. (Nr. 76 d. Lit.-Verz.)

2) J. Sachs: Die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. Würzb. Verhandl. Bd. 11, und Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 2. 1. und 2. Heft.

3) S. Schwendener: Ueber die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven. Monatsber. der k. Akad. d. Wiss. Berlin. April 1880.

Thieres aus sich heraus, nach der gegebenen und der entstehenden Form, mathematisch zu construiren und die Zerfällung der Substanz in Zellen dabei zunächst ganz ausser Betracht zu lassen; und sie können zu dem Schluss führen, auch beim Thierkörper, wie es RAUBER selbst ausdrückt (s. 46), „das Wachsthum als das Primäre, die Zellengliederung als das Secundäre, die Zellen selbst als kernhaltige protoplasmatische Raumerfüllungen trajectorischer Flächennetze anzusehen."

Es ist hier nicht meine Aufgabe, den interessanten Erörterungen RAUBER's näher zu folgen; ich habe nur die Frage zu beantworten, ob durch sie der Forschung in der Morphologie der einzelnen Zelle selbst und ihrer Lebenserscheinungen etwas von ihrem Werthe genommen wird.

Dies ist gewiss nicht der Fall. — Gesetzt, es könnte für den Thierembryo dasselbe geleistet werden, was durch SACHS und SCHWENDENER für die wachsende Pflanze geleistet scheint, und man könnte sagen, nach diesen und jenen mechanischen Gesetzen musste aus *dieser* Keimform *jene* erwachsene Form werden, ganz ohne Rücksicht auf die zusammensetzenden Zellen, ihre Vermehrungen und die etwa von ihnen ausgehenden Kräfte — so wäre damit immer noch nichts weiter erklärt, als die jemalige Entstehung der *Form*.

Kein Morphologe kann aber wohl so einseitig Morphologe sein, um sich hiermit zu begnügen, oder gar dies als einziges und höchstes Ziel zu betrachten. Die heutige Morphologie wird über ihren grossen Triumphen nicht vergessen wollen, dass sie nicht für sich allein da ist, dass sie bei all ihrer eigenen Berechtigung zugleich ein Theil der Biologie und eine Hülfswissenschaft der Physiologie zu sein hat, wie sie selbst die letztere wieder als Hülfswissenschaft benutzt. Und wenn die Zelle dem reinen Morphologen wirklich nur „das kernhaltige Raumerfüllsel eines trajectorischen Flächennetzes" sein müsste, so interessirt es den Biologen doch wesentlich, zu erfahren, *warum* und *wie* ein solches Raumerfüllsel im einen Fall Galle secernirt, im anderen Bewegungen vermittelt, im dritten den Gang nervöser Erregungsvorgänge leitet; aus welchen Anlässen und unter welchen Vorgängen es lebt, sich vermehrt, arbeitet und stirbt. Diese Fragen sind für die Entwicklung der Wissenschaft und für das Gedeihen der Menschen gewiss nicht von geringerem Belang, als die Frage, warum der *insgesammt erfüllte Raum* gerade die Form eines Keims oder einer Pflanze, einer Eizelle oder eines erwachsenen Körpers, dieser oder jener Organismenform besitzen muss.

Wenn die Cellularmorphologie und Cellularmechanik nichts Weiteres zu leisten hätte, als etwa eine Hülfsbranche der morpholo-

gischen Entwicklungsgeschichte und Phylogenese zu sein, so würde sie nicht viel Anlockendes haben. Sie wird ja zwar auch als solches Hülfsmittel bereits mit verwerthet: die Erscheinungen der Kerntheilung werden bereits in der Entwicklungsgeschichte benutzt, um aus den Anhäufungen von Kerntheilungsfiguren an bestimmten Orten auf Art und Richtung des Wachsthums im Keime zu schliessen [1]), eine Verwendbarkeit, die auch von Rauber (a. a. O. S. 27) hervorgehoben wird. Wenn man aber das Ziel blos in solcher praktischen Benutzbarkeit für embryologische Zwecke sehen wollte, so brauchte man sich für nähere Studien über die Morphologie und Mechanik der Zelltheilung nicht weiter zu bemühen. Wer dies doch thut, wird es thun aus einem viel höheren Gesichtspunkt: um sich damit überhaupt der Erkenntniss der Kräfte zu nähern, die man Leben nennt, und die ebenso gut aufgesucht werden wollen in der einzelnen Zelle, wie in einem furchenden Keim, in einem fertigen Thierleib, oder in der ganzen Stammreihe der Organismen und ihrer Entwicklung.

Wenn im Folgenden ausser allgemeinen Bauverhältnissen der Zellsubstanz und des Zellkerns nur eine Gruppe cellularer Lebenserscheinungen, die der Zellvermehrung, behandelt wird, so verkenne ich nicht, dass darin eine Einseitigkeit liegt; es würde dem Zweck dieses Buches mehr entsprechen, wenn Alles darin gesammelt und bearbeitet wäre, was sich auf optisch wahrnehmbare Lebenserscheinungen der thierischen Zelle bezieht. Vor der Hand jedoch würde diese Aufgabe Kraft und Zeit eines Einzelnen weit überschreiten. Zwei weitere Gruppen solcher Erscheinungen sind bekanntlich bereits von der mikroskopischen Forschung mit grossem Erfolg näher in Angriff genommen: die Veränderungen von Zellen verschiedener Drüsen während ihrer Thätigkeit, besonders durch die Arbeiten Heidenhain's [2]) und seiner Schüler, und die inneren Formveränderungen der animalen Muskelfasern, namentlich durch die Studien von Flögel, Hensen, W. Krause, Wagener, Fredericq, Merkel, Nasse, Engelmann; ich verweise für diese und die reiche sonstige Literatur auf die Abhandlungen der Untengenannten. [3]) Den Resultaten auf diesen beiden Gebieten wäre erst durch lange Arbeit Neues hinzuzufügen. Das Gleiche gilt für die Erfolge, die in neuerer Zeit Ehrlich [4]) in der mikrochemischen Bestimmung von Körnereinschlüssen in Zellen gewonnen hat.

1) Vgl. Altmann (1) und Kölliker (57).
2) (45—48). 3) Engelmann (19, 20). Merkel (67). 4) (17).

Was überhaupt die Morphologie und Chemie der Entstehung von intracellulären Produkten betrifft, von Körnern, Vacuolen, Fett und Gasbläschen, ferner die chemischen Differenzirungen der Zellsubstanz selbst, so stehen wir in der Thierhistologie noch ganz in den Anfängen der Forschung und stark hinter den Botanikern zurück, für deren weiten Vorsprung nur auf die glänzenden Untersuchungen von PRINGSHEIM [1]) hingedeutet zu werden braucht. Wir sind durch die specielle Schwierigkeit unserer Objecte einigermaassen entschuldigt. In Bezug auf die Fettbildung in Thierzellen habe ich in einer Reihe von Beiträgen [2]) einige Vorarbeit zu liefern versucht; die Kenntniss der Keratinentwicklung in thierischer Zellsubstanz hat noch kürzlich WALDEYER [3]) gefördert. Zum grossen Theil gehören hierher auch die vielen Arbeiten, welche die Frage nach der Bildung von Intercellularsubstanzen im Gebiet der Bindesubstanzgruppe betreffen.

Hier soll es genügen, auf diese reichliche, aber noch unzusammenhängende Vorarbeit nur hinzuweisen. Ihr weiterer Ausbau gehört der Zukunft an, aber offenbar wird für diesen die Kenntniss allgemeiner Structurverhältnisse in der Zellsubstanz von wesentlichster und grundleglichster Bedeutung sein müssen.

Im Voraus möchte ich noch Einiges zur Rechenschaft über die von mir angewandten Arbeitsmittel sagen, um später beim Einzelnen Wiederholungen sparen zu können.

Es handelt sich in der folgenden Beschreibung grösstentheils um sehr feine Structurverhältnisse, so ziemlich um die feinsten, die bis jetzt Gegenstand mikroskopischer Untersuchung sind. Gerade daher schreibt sich auch ein sehr verbreitetes Misstrauen gegen alles Neue, was über in Zellen gefundene Bauverhältnisse berichtet wird, gerade daher sind die neuen detaillirten Beschreibungen der Kerntheilungsvorgänge, darunter die meinigen, bei Vielen zunächst auf Zweifel gestossen, über welche ich verschiedentliche eigene Erfahrungen gemacht habe und welche erst jetzt zu schwinden beginnen, nachdem eine Bestätigung nach der anderen eintrifft.

Dieses Misstrauen war bis vor einigen Jahren nicht unmotivirt. Wo Dinge in Frage sind, die sich nur mit den stärksten zur Zeit disponiblen Linsen studiren lassen, ist Kritik und Zweifel am Ort. Jeder, der bis vor einigen Jahren mit starken Systemen, auch mit so guten, wie z. B. den stärkeren Wasserimmersionen von HARTNACK oder ZEISS, gearbeitet hat, wird wohl, wie ich selbst, beklagt haben, dass er bei aller Güte der Bilder halb in der Dämmerung unter-

1) (78). 2) Arch. f. mikr. Anat. B. VII, VIII, XII. 3) (93).

suchte; es musste eben heissen, je stärker das System, je weniger Licht. Und das ist bekanntlich an unseren Objecten, wo das zu Suchende meist noch unter oder über anderen geformten Dingen verdunkelt liegt, weit schwerer zu empfinden als an Diatomeen.

Ich habe mir deshalb für meine ersten Arbeiten auf diesem Gebiet zunächst möglichst grosse Objecte gesucht (Salamanderzellen), um mit mittelstarken und dafür lichtstarken Linsen arbeiten zu können [1]), und habe mich sehr gut dabei befunden. Aber ein tieferes Eindringen in die Zelltheilungsvorgänge wäre so nicht möglich gewesen, und andere, kleinere Objecte nicht vergleichbar geworden.

Inzwischen ist die eminente Verbesserung der mikroskopischen Untersuchungsmittel eingetreten, die in der Wiedereinführung der homogenen Immersion durch Zeiss, Seibert und Andere und in der nach Abbe regulirten Beleuchtung liegt. Wenn ich davon hier rede, so sage ich vielen Mikroskopikern nichts Neues, die sich schon selbst dieser Hülfsmittel erfreuen. Ich spreche hier nur für Diejenigen, welche sie noch nicht kennen oder ihren Werth noch nicht hinreichend schätzen.

Fast Alles, was hier beschrieben wird, ist mit Seibert's Oelimmersion $^1/_{12}$ und $^1/_{16}$, Zeiss' Oelimmersion $^1/_{18}$ und dem Abbe'schen Beleuchtungsapparat beobachtet oder controlirt. Ich möchte sagen, dass mir der letztere verhältnissmässig noch weit grössere Dienste leistet, als die vortrefflichen genannten Systeme; denn dass es für diese Gegenstände vor Allem auf bestes und reichlichstes Licht ankommt, wird Jeder wissen, der sich intensiv damit abgegeben hat. Mit Hülfe des Beleuchtungsapparates sehe ich auch mit dem Wasserimmersionssystem Nr. IX von Hartnack das Meiste von dem, was mir die genannten Oelimmersionen zeigen; mit einer vorzüglichen Hartnack'schen Wasserimmersion Nr. XII, die ich früher benutzte [2]), habe ich damals schon ohne Beleuchtungsapparat so viel gesehen, dass ich glaube, man würde durch sie mit dem Apparat nahezu so weit kommen, wie mit den Oelsystemen.

Von den genannten Linsen zeigt mir $^1/_{18}$ von Zeiss, welche ja auch die stärkste und theuerste derselben ist, das feinste Detail und giebt die klarsten Bilder. [3]) Doch kann man für das, was im

1) (**27**).

2) Ich verdanke ihre Benutzung der Güte des Hrn. Dr. Stilling's, jetzt in Strassburg.

3) Kennern dieses Systems werde ich dasselbe nicht erst zu rühmen brauchen. Das meinige löst z. B. Surirella gemma ohne Blendung bei centrischem Licht und grauem Himmel auf den ersten Blick. Die Bilder, die das System an tingirten Objecten im Farbenbild des Beleuchtungsapparates giebt, sind von wundervoller Schärfe und Klarheit.

Folgenden beschrieben wird, auch mit einem der beiden SEIBERT'schen Oelsysteme ziemlich ausreichen: ich habe fast Alles mit diesen bereits früher gesehen und zum Theil beschrieben [1]), was sich nachträglich mit der ZEISS'schen Linse nur noch deutlicher ergab.

Ich würde eine Kritik und Nachprüfung meiner Resultate nur dann als vollgültig anerkennen können, wenn man sich dabei dieser eben erwähnten Mittel, oder anderer gleich guter, oder gar besserer bedienen will. Ich weiss, dass es noch Mikroskopiker giebt, welche glauben, ohne homogene Immersion und ohne ABBE'sche Beleuchtung mit Erfolg z. B. weitere Studien über Zelltheilung machen zu können; für solche ist dies Buch nicht geschrieben.

Es wird hiermit zugleich der Verdacht abgewendet, dass es sich bei meinen Schilderungen um Dinge handeln könnte, die an der schwankenden Grenze des eben Wahrnehmbaren lägen [2]), weil es sich um so starke Vergrösserungen handle, und weil diese lichtschwach seien. Jeder Kenner der neuen Mittel weiss, dass durch sie die starken Vergrösserungen eben nicht mehr lichtschwach sind, und dass die Bilder, welche eins der genannten Oelsysteme über dem Condensor liefert, bei gutem Licht gerade so hell und scharf sind, wie die eines guten Mittelsystems, das etwa die Valenz von HARTNACK Nr. VII hat. Alles, was ich als deutlich gesehen beschreibe, ist auch so deutlich, dass es jeder einigermaassen geübte Mikroskopiker auf den ersten Blick sieht.

Wer sich in der Geschichte der Histologie umsieht, erkennt, dass ihre wesentlichen Entdeckungen und theoretischen Fortschritte meistens nicht die Vorläufer, sondern erst die Nachfolger von Verbesserungen der Instrumente und der Arbeitstechnik gewesen sind. Dieselbe Erfahrung haben wir auch heute wieder gemacht; man wird es in erster Linie den Optikern zu danken haben, wenn aus den jetzigen bescheidenen Anfängen einmal eine wirkliche Morphologie und Biologie der Zelle wird.

---

1) (29).

2) Wo dies im einzelnen Fall vorkommt, werde ich es besonders bemerken. Die von mir benutzten Vergrösserungen sind übrigens meist nicht stärker als etwa 500- bis 800fache, da ich stets die schwächsten Oculare verwende, die stärkeren, mit denen man doch nicht viel mehr sieht, nur zum vergrösserten Zeichnen benutzt habe.

ERSTER ABSCHNITT.

Zellsubstanz.

ERSTES CAPITEL.

Literatur.

MAX SCHULTZE hat in dem mit Recht berühmten kleinen Aufsatz [1]), von welchem die bisher gültige Definition der Zelle und des Protoplasma im Wesentlichen datirt, die Zellsubstanz oder das Protoplasma dargestellt *als eine in sich homogene, glasartig durchsichtige Grundsubstanz, von zähflüssiger* oder *auch festerer* [2]) *Consistenz, durch diese in sich selbst zusammengehalten;* mit einem *Kern, der ein nahezu homogener, kugeliger, leidlich fester Körper sei mit einem glänzenden Kernkörperchen darin.* Die Substanz des Zellkörpers selbst hielt MAX SCHULTZE für *nur zerlegbar in jene homogene Grundmasse, das Protoplasma einerseits,* und *in die zahlreich eingebetteten Körnchen andererseits.*

Wo in neueren Lehrbüchern der Anatomie und Histologie von dem Protoplasma der Zellen im Allgemeinen die Rede ist, wird diese Definition bis jetzt noch befolgt, und die Zellsubstanz entweder als feinkörnig oder als eine homogene Masse bezeichnet, in welcher Körnchen enthalten sind oder enthalten sein können. [3])

---

1) Ueber Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. REICHERT und DU BOIS-REYMOND, Arch. für Anat., Physiol. u. wiss. Medicin 1861, (siehe besonders S. 9 und S. 24).

2) S. 24 a. a. O.: „In seiner Consistenz mehr weichem Wachs als Wasser gleichend.“

3) Beispiele: FREY, Handbuch und Grundzüge der Histologie; ORTH, Cursus der normalen Histologie 1881, S. 59 ff. — TOLDT, Lehrbuch der Gewebelehre 1877, S. 8. — W. KRAUSE, Allgemeine und mikroskopische Anatomie 1876, S. 6. 7. Auszunehmen ist E. KLEIN's neuer Atlas of Histology (1880): es findet sich darin zwar kein Capitel, welches von der Zelle und von der Beschaffenheit der Zellsubstanz im Allgemeinen handelt, der Verfasser hat aber bei Beschreibung vieler

Das Beharren bei dieser Beschreibung ist bezeichnend dafür, wie langsam auch in neuerer Zeit neue Befunde ihren Weg in das allgemeine Lehrmaterial finden und wie grosser Skepsis sie begegnen. Denn seit nunmehr 9 Jahren sind Untersuchungen gemacht und Arbeiten publicirt worden, welche eine andere Beschaffenheit der Zellsubstanz für viele Fälle zeigen, und sie für alle als möglich erscheinen lassen: nämlich einen morphologischen Bau des Zellkörpers aus zwei differenten Substanzen, nicht etwa aus Körnchen und homogener Einbettungsmasse, sondern aus Fäden und Zwischensubstanz.

Man kann hierfür aber noch viel weiter als auf 9 Jahre zurückgehen. Vor Allem auf den bekannten Aufsatz Brücke's: Die Elementarorganismen (14), der im gleichen Jahre mit jenem Max Schultze's entstanden ist. Unter den vielen geistvollen und heute wie damals beherzigenswerthen Gedanken, die Brücke an jener Stelle geäussert hat, findet sich auch dieser: „Wir werden mit Nothwendigkeit dazu geführt, im Zelleninhalte einen im Verhältnisse complicirten Bau zu erkennen, wenn wir die Lebenserscheinungen berücksichtigen, welche wir an demselben wahrnehmen" (S. 402); und Brücke fragt, was man heute mit dem gleichen Grund fragen kann: Wodurch man berechtigt sei, der Zelle eine feinere innere Organisation abzusprechen, weil man sie auch mit starken Vergrösserungen noch nicht sehen könne? Er deutet mit vollem Recht an (S. 384), dass man sich damit auf den Standpunkt des Knaben stellt, der die Qualle für structurlose Gallerte hält, weil er mit blossem Auge nichts darin zu finden vermag. — Wären im Jahre 1862 so gute Immersionen gearbeitet worden wie die unsrigen, und wäre die histologische Technik damals so ausgebildet gewesen wie heute, so würde wohl schon die damalige Forschung uns Heutigen das Suchen nach Zellstructuren erspart haben. Wie die Sache lag, konnte Brücke zwar damals von den bezüglichen Dingen, die wir jetzt sehen, nichts Genaueres erkennen und aussagen [1]), wird aber immer der Urheber

---

Zellenarten (Epithelien, Endothelien, Drüsenzellen u. a.) bemerkt und illustrirt, dass ihre Substanz eine Structur (intracellular network Klein, s. u.) enthalte.

In Ranvier's Traité technique d'histologie vermisst man bisher überhaupt einen Abschnitt, in welchem Zelle und Zellkern von etwas generellem Gesichtspunkt besprochen würden. Für die einzelnen Zellenarten finde ich dort nichts angegeben, was von der herkömmlichen Auffassung des Protoplasma abwiche.

In Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, dem einzigen neueren bis jetzt, das eine umfangreichere und historische allgemeine Besprechung der Zelle versucht hat (S. 1 ff.), konnte entsprechend der Zeit seines Erscheinens (1871) von Protoplasmastructuren noch nicht besonders die Rede sein, da damals fast noch nichts darüber bekannt war.

1) Vergl. a. a. O. unter: „Der Zellinhalt," S. 401 ff.

der Idee genannt werden müssen, dass die Substanz der Zelle nicht homogen ist, sondern Structurverhältnisse haben kann und muss.

Aber auch für speciellere Erkenntniss solcher Structuren haben die neueren Arbeiten schon langjährige Vorläufer. Von einzelnen Zellenarten ist es lange bekannt und gelehrt, dass ihr „Protoplasma" einen differenten Bau hat. Es gehören hierher auch Brücke's Darstellungen vom Bau der rothen Blutkörperchen (14); die Streifungen der centralen Nervenzellen, die Max Schultze näher beschrieb; die Längsstreifungen der Flimmerzellen, wie sie von Eberth (15), Marchi (66), Eimer (16), Nussbaum (68), Gaule (43) u. A., und kürzlich besonders genau von Engelmann (21) studirt sind; die Streifen oder Stäbchen, die in den bekannten Arbeiten von Pflüger an den Fusstheilen der Epithelien in den Ausführungsgängen der Speicheldrüsen, von Heidenhain in den Drüsenzellen der gewundenen Nierenkanäle und des Paukreas entdeckt sind. Und auch die längst bekannten Längsstreifungen der glatten Muskelfasern [1]), nicht minder die Bauverhältnisse der animalen Muskelfasern gehören zu solchen „Protoplasmastructuren", sind es doch Structuren in der modificirten Substanz einkerniger oder vielkerniger Zellen. — Aber alle diese Structuren gehören Zellen von irgendwie eigenartiger Function, und sind für jeden Fall von eigenartiger Anordnung; so war es naturgemäss, dass man diese Fälle als physiologische Ausnahmen hinnahm, und als die für die meisten Zellenarten gültige Regel das „homogene Protoplasma" oder das „körnige Protoplasma" festhielt.

Der erste Forscher, welcher Dinge in Zellen gesehen, beschrieben und als allgemein gültig hingestellt [2]) hat, die mit dem letzteren Schema nicht übereinstimmen, war C. Frommann

---

1) Wagener (90), Arnold (5), Ranvier (75) und viele Andere, siehe bei Engelmann (94); Kölliker (58).

2) Frommann (34), S. 37. Es ist gern möglich, dass sich noch viele anderweite, mir zur Zeit unbekannte Angaben über Zellstructuren in der früheren Literatur finden. So viel ich weiss, hat aber Niemand vor Frommann sie als eine allgemeine Eigenschaft der Zellsubstanz aufgefasst. Schon bei einer früheren Zusammenstellung der Literatur (27, S. 350) habe ich das 1859 erschienene Werk B. Stilling's (86) erwähnt: viele seiner Angaben über den Bau der centralen Nervenzellen erscheinen mir gewiss als ein theilweiser Ausdruck der wirklichen Structur des Zellkörpers, wenn auch in etwas unklarer, durch die Behandlung und durch ungeeignete optische Mittel verdunkelter Form. (Vergl. besonders Stilling's S. 780—788 des Textes und die zugehörige Tafel.) Der Entdecker der Protoplasmastructuren kann aber Stilling deswegen nicht genannt werden, weil er den Aufbau aus Fäden (Elementarröhrchen St.), den er von den Nervenzellen beschreibt, nur für diese proclamirt und andere Zellenarten nicht darauf geprüft hat; er hielt offenbar die „Elementarröhrchen" für gleichwerthig mit Nervenfäserchen und für Dinge, die nur in Nervenzellen vorkommen (s. Stilling a. a. O., besonders S. 797).

(33 und 34, 1865 und 1867). In Nervenzellen und Stützsubstanzzellen der Centralorgane und bei ausgedehnter vergleichender Untersuchung auch in Bindegewebszellen (Nabelstrang, Periost), Knochenzellen, Epithelzellen u. a. fand er Fasern, die den Zellkörper durchziehen, und die an einigen der Objecte auch im frischen Zustand, ohne Reagentien constatirt wurden. Es muss nun freilich bemerkt werden, dass diese Fasern und Stränge aus jener ersten Beschreibung FROMMANN's sich nicht decken mit dem, was HEITZMANN und KLEIN, und was KUPFFER und ich selbst unter Protoplasmastructuren verstehen und was ich unten näher bespreche, und ebensowenig mit dem, was FROMMANN selbst in seinen späteren Arbeiten beschreibt. Jene Fasern aus seiner ersten Arbeit werden geschildert und gezeichnet als einzelne stärkere Stränge, die vom Kern ausstrahlen sollen, zum Theil mit Körnchen im Protoplasma in Verbindung stehen und theilweise aus der Zelle austreten sollen [1]; neben ihnen wird der Zellkörper fein granulirt gezeichnet, während eben diese feine Granulirung der Ausdruck dessen ist, was wir jetzt als Faserbau betrachten. Immerhin aber scheint mir nach dem Wortlaut jener Arbeit FROMMANN's sicher, dass Vieles von dem, was er damals gesehen hat, Theilen des wirklichen Fadenwerks in den Zellen entspricht. — Diese Angaben FROMMANN's fanden zunächst wenig Beachtung; allgemein fuhr man fort, von homogener oder gleichmässig körniger Beschaffenheit des Zellprotoplasma zu sprechen.

Eine Reform fängt sehr gewöhnlich damit an, dass sie über das Ziel hinausschlägt. Man darf sagen, dass dies bei den Arbeiten HEITZMANN's (49, 50) der Fall gewesen ist, welche 1873 veröffentlicht wurden und in denen zuerst in allgemeinster Form ein differenter Bau der Substanz aller Zellen proclamirt wurde; aber ein Bau, welcher den wirklichen Verhältnissen nicht entspricht. HEITZMANN's erste Untersuchungen beziehen sich auf Amoeben, farblose Blutzellen vom Flusskrebs, Triton und Menschen, und auf Colostrumkörper. Der Körper aller dieser Zellen soll nach HEITZMANN aus einem Netzwerk (körperlich gesprochen: Gerüstwerk) von Protoplasmasträngen bestehen, das man sich gebildet denken kann, indem in einer gleichartigen Substanz Vacuolen entstehen, theilweise confluiren und so zwischen sich das Netzwerk übrig lassen. Die Körner im Protoplasma sollen Knotenpunkte dieses Netzwerks, der Kern soll ein Hauptknotenpunkt des Ganzen sein und an seinem Umfang durch Speichen überall mit dem Protoplasmanetz zusammenhängen. In dem Kern soll das Kernkörperchen wieder in derselben

---

1) S. die Figuren FROMMANN's a. a. O. Taf. 2.

Weise durch Speichen mit dem Kernumfang in Verbindung sein [1]), wie der Kern mit dem Netzwerk des Zellenleibes. Alles dies, Nucleolen, Kernsubstanz Netzwerk des Zellenleibes, scheint sich HEITZMANN als eine und dieselbe Substanz zu denken, die er eben insgesammt „Protoplasma" nennt; er sagt wörtlich: „*Das Kernkörperchen, der Kern, die Körnchen mit ihren Fädchen sind die eigentlich lebendige, contractile Materie.* Diese feste Materie ist eingelagert und aufgespannt in einer nicht lebendigen, nicht contractilen Flüssigkeit. Mit anderen Worten: Die contractile Materie enthält in Maschenräumen und umschliesst als Schale eine nicht contractile, flüssige Materie, welche letztere aber, wie die Diffusionserscheinungen bewiesen, nicht reines Wasser sein kann."

Diese Anschauungen hat HEITZMANN in seiner folgenden Abhandlung (50) auf Zellen der übrigen Gewebe auszudehnen versucht und hinzugefügt, dass alle fixen Gewebszellen ferner unter einander durch Protoplasmaspeichen in Verbindung stehen sollen, sonach der ganze Thierkörper ein in sich zusammenhängender Protoplasmaklumpen sei.

Es ist gleich zu bemerken, dass diese Constructionen sich durchaus nicht decken mit den Anschauungen über den Bau der Zellsubstanz, welche von KUPFFER und mir selbst vertreten sind und unten Besprechung finden. HEITZMANN hat erstens keine Rücksicht darauf genommen, dass der Kern, und in ihm die Nucleolen, ja schon im Leben eine scharfe Abgrenzung gegen die Zellsubstanz (resp. für die Nucleolen gegen die übrige Substanz im Kern) zeigen, die durch fast alle Reagentien noch sehr verdeutlicht wird; dass Kerne und Kernkörperchen durch die Eigenthümlichkeit ihres Färbungsvermögens ihre substantielle Besonderheit gegenüber dem Zellkörper kundgeben; dass also nicht daran zu denken ist, sie seien mit den Fäden der Zellsubstanz eine und dieselbe, nur verdichtete Materie. Er hat ferner die Kerne und Kernkörperchen contractil genannt, was die ersteren nicht sind [2]), die letzteren, wenn hie und da, doch nur in sehr geringem Grade. — Dann aber ist auch HEITZMANN's Auffassung vom Baue der Zellsubstanz, wie sie im Obigen skizzirt wurde, nicht durch die Objecte gerechtfertigt, und die stark schematische Darstellung derselben wohl nicht zum Mindesten Schuld, dass seine Arbeiten im Anfang vielfach Ablehnung oder Gleichgültigkeit gefunden haben.

---

1) Hier hat HEITZMANN offenbar richtig die Bälkchen des Kerngerüstes erkannt, nicht aber, dass die Nucleolen ihrerseits eine scharfe Begrenzung und besondere Beschaffenheit besitzen.

2) Ausser vielleicht bei amoeboiden Zellen (STRICKER). Für Kerne fixer Gewebszellen ist der Nachweis, dass sie eigene Contractilität haben, nicht geliefert.

Weiteres zur Kritik der Anschauungen HEITZMANN's wird sich im Späteren ergeben.

1875 nahm FROMMANN (35 u. f.), mit Bezug auf die Angaben HEITZMANN's über die Blutzellen des Flusskrebses, eine besondere Untersuchung derselben vor. Er bestätigt die an vielen der Zellen ersichtlichen fadenförmigen oder netzförmigen Anordnungen im Protoplasma, beschreibt sehr genau die von HEITZMANN besprochenen Veränderungen, die man im frischen Blutpräparat im Innern der Zellen vor sich gehen sieht (Vacuolenbildung an Körnern, Formveränderungen von solchen, Auftreten von Faserbildungen und Fachwerken an Stelle der Körner), und findet es zwar nicht zweifelhaft, dass diese Vorgänge, die an kriechenden Zellen erscheinen, als Lebenserscheinungen des Protoplasma aufzufassen seien, nennt es aber (gewiss mit Recht) fraglich, wie weit dieselben sich innerhalb des lebenden Thieres in ganz der gleichen Weise vollziehen mögen. — FROMMANN giebt an gleicher Stelle auch über die Zellen der Brustganglien vom Flusskrebs an (S. 292 ff.), dass das Innere des Zellkörpers „durch ausserordentlich feine und zarte Netze feinster Fäden gebildet sei, die überall in den Knotenpunkten die Körnchen tragen“.[1]) Er bezieht sich dabei auf seine früheren (s. o.) Befunde an Ganglienzellen und anderen und spricht aus, dass dieselben „nicht sowohl dafür zu sprechen schienen, dass den Ganglienzellen ganz besondere Structurverhältnisse zukommen, vielmehr die Frage anregen müssen, ob nicht anderen Zellen eine ähnliche elementare Beschaffenheit zukommt.“ Nach seinen früheren und jetzigen Befunden gelangt FROMMANN dazu (S. 294), diese Frage mit Wahrscheinlichkeit zu bejahen; allerdings in der Form, „dass die Körnchen des Kernes und die des Zellkörpers die Knotenpunkte eines ausserordentlich feinen Netzes unter sich verbundener Fasern bezeichnen,“ und dass von diesem Fasernetz „einzelne Fasern wieder frei abtretend die Zelle verlassen, um in den Geweben mit Grundsubstanz ein ähnliches Netz zu bilden.“ (Vergl. 34, S. 29.) Hiermit stellt sich FROMMANN aber im Wesentlichen auf den Standpunkt des HEITZMANN'schen Schema's, oder nimmt, um historisch richtiger zu reden, die Priorität dafür in Anspruch, welche ihm sachlich durchaus gebührt.[2])

Im gleichen Jahre erschien eine kurze, aber inhaltreiche Abhandlung KUPFFER's (61), in welcher für mehrere Zellenarten ein

---

1) Vergl. die neuen Angaben von FREUD (**32**) über Nervenzellen des Krebses, sowie die meinigen über Spinalganglienzellen der Säugethiere (**81**). Ich habe allerdings keine reinen „Netze“ gefunden.

2) HEITZMANN hat die früheren Angaben FROMMANN's nicht gekannt, denn er erwähnt sie nicht.

differenter Bau der Zellsubstanz dargelegt wurde. Das Hauptobject KUPFFER's war die Leberzelle des Frosches; er findet in ihr ausser dem Kern „zwei deutlich von einander unterscheidbare Substanzen, eine hyaline, der Masse nach überwiegende Grundsubstanz, die der eigentlich formbedingende Theil ist, und eine spärlichere, feinkörnig fibrilläre, die in die erstere eingebettet ist." Die erstere nennt KUPFFER Paraplasma, die letztere Protoplasma; die Anordnung des Protoplasma's definirt er dahin, dass es „der Hauptsache nach aus einer zusammenhängenden Masse bestehe, welche ein netzförmig geordnetes Fadenwerk bilde." Zuweilen formirt es eine compactere Centralmasse um den Kern. Die Kennzeichnung der beiden Substanzen wird verschärft durch Behandlung mit Osmiumsäure, welche die Protoplasmafäden dunkler macht; aber es zeigt sich dasselbe, nur blasser, auch in der frischen Zelle in indifferenten Medien. KUPFFER bemerkt (S. 232) ausdrücklich, dass die Fädenmasse nie gleichmässig innerhalb des hyalinen Paraplasma vertheilt sei, sondern an einer Stelle eine compactere Centralmasse zeige, in welcher meistens der Kern liege; und er findet den Hauptzug der Fädenordnung stets so gerichtet, dass er von dem Blutgefäss aus zum Gallenröhrchen hin die Zelle durchsetzt. Bei Erwärmung solcher Objecte bis auf 20—24° C. konnte KUPFFER Bewegungen der Fädchen, wenn auch sehr träge, erkennen. Verschiedene Versuche mit Reagentien liessen ein differentes chemisches Verhalten beider Substanzen erschliessen. Einen ähnlichen Doppelbau erkannte KUPFFER an den Odontoblasten und wies darauf hin, dass die von HEIDENHAIN entdeckten Bauverhältnisse von Drüsenepithelien unter den gleichen Gesichtspunkt gebracht werden können. Die früher von KUPFFER beschriebene gitterförmig angeordnete Substanz in den Speicheldrüsenzellen von Periplaneta orientalis (62) stellt er jetzt mit Sicherheit den Protoplasmanetzen in den Leberzellen gleich. — Die Frage, ob der lebenden und fungirenden Zellsubstanz überall ein solcher differenter Bau zukommen mag, hat KUPFFER an diesem Orte nicht direct gestellt und nur vorsichtig berührt; doch lassen seine Schlussbemerkungen darauf schliessen, dass er eine weitere Verallgemeinerung im Auge hält.

SCHWALBE (85) sagte 1875 über die Substanz der Spinalganglienzellen, „dass er in dieselben beim Frosch zwei Substanzen vertheilt finde, von denen die eine ein sehr zartes Netzwerk formire, die andere hellere die Maschenräume ausfülle (a. a. O. S. 38). Er bestätigt einen ähnlichen Bau auch für die Blutzellen des Flusskrebses (s. HEITZMANN, FROMMANN) und die Leukocyten von Triton. SCHWALBE scheint in diesem Aufsatz geneigt, einen „netzförmigen Bau" im Sinne der genannten Autoren für gewisse Zellenarten, be-

sonders für Epithel- und Nervenzellen zuzugeben (vergl. a. a. O. S. 38), nicht aber, ihn zu verallgemeinern. Er übt eine scharfe Kritik an den bezüglichen Angaben HEITZMANN's, wie ich eine gleiche ja auch hier (s. oben und unten) nicht habe ersparen können.

Auch auf pflanzlichem Gebiet ist STRASBURGER (1876) in seinen „Studien über das Protoplasma" (87) zu dem Ausspruch gelangt, dass „das Protoplasma als ein sehr complicirt gebauter Körper aufgefasst werden müsse" (a. a. O. S. 437). STRASBURGER beschäftigte sich in diesen Unternehmungen vorwiegend mit Formverhältnissen, die in mobilem Protoplasma auftreten, demnach selbst vorübergehende sind; er giebt genaue Beschreibungen der Stachel- oder Stäbchenstructuren, welche an den Rändern der kriechenden Plasmodien von Aethalium septicum erscheinen [1]) (a. a. O. S. 406 ff.); einer Stäbchenstreifung der Hautschicht bei den wimpernden Schwärmsporen von Vaucheria, im Sinne der Cilienrichtung, welche an die Verhältnisse bei thierischen Wimperzellen (s. oben) erinnert. STRASBURGER vergleicht diese Erscheinungen bereits mit dem Stäbchenbau der Hautschicht bei Infusorien und mit der peripheren Streifung im Echinodermenei, welche von VAN BENEDEN (8) und auch von KUPFFER für Ascidien (61) beschrieben war. [2]) Ich verweise ausserdem auf die Erörterungen des Verfassers über Hautplasma und Körnerplasma in Pflanzenzellen (S. 413 ff.). — Eine Vergleichung jener Streifungen mit den mehr stabilen Structuren in Thierzellen konnte damals, wo über solche noch sehr wenig bekannt war, noch nicht so nahe liegen wie heute, doch hat STRASBURGER bereits auf die schon damals vorliegenden Angaben HEITZMANN's und FROMMANN's verwiesen und seine eigenen früheren Befunde an Eiern von Coniferen und Gnetaceen damit in Beziehung gesetzt. — Uebrigens vertritt STRASBURGER in dieser Abhandlung noch den Standpunkt, nach welchem als die Träger der specifischen Eigenschaften des Zellprotoplasma's „Protoplasmamolecüle, Plastidüle" zu denken wären, womit, nach ELSBERG's und HAECKEL's Fassung dieses Ausdrucks, unter sich gleichwerthige Molekeln im chemischen Sinne gemeint sein würden.

Bei meinen Arbeiten über Zelle und Kern stellte ich mir zwei Jahre später (27) die Aufgabe, die lebendige Gewebszelle in situ auf den betreffenden Bau zu prüfen. Es gelang dies zunächst bei den Knorpelzellen von Salamandra, in denen sich mit grosser Deutlichkeit die Zusammensetzung des Zellkörpers aus Fäden und

1) Die frühere Literatur (DE BARY, HOFMEISTER) s. bei STRASBURGER a. a. O.

2) Vergl. unten, Cap. 4 und Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX, S. 11. Es ist dies aber nicht blos eine Streifung einer „Hautschicht", sondern geht tief in den Eikörper, ohne innere Abgrenzung.

einer blassen Zwischensubstanz erkennen liess, welche letztere die Fetttröpfchen, wo solche vorkommen, enthält.

Ich hatte damals schon begonnen, mich an verschiedenen Zellenarten nach entsprechenden Bauverhältnissen umzusehen, und habe auf Grund dessen am erwähnten Ort mich bereits zu der Ansicht bekannt, dass eine Differenzirung der Zellsubstanz in zwei Massen, Fäden und Zwischensubstanz, für viele und vielleicht für alle Zellenarten anzunehmen ist, und dass somit der bisher gültige Begriff des Protoplasma, als einer in sich homogenen Substanz, der Reform bedürftig ist. [1])

Von SCHLEICHER wurden gleichzeitig (80) ähnliche Fäden in der Substanz der Knorpelzelle von Batrachiern erwähnt und in einer späteren Arbeit desselben (81) weiter bestätigt, nur dass sie nach SCHLEICHER hier weniger dicht sind, wie bei Salamandra.

1879 veröffentlichte E. KLEIN, nachdem er im Jahre vorher (53) die von mir beschriebenen intranuclearen Gerüste bestätigt und einen netzförmigen Bau der Zellsubstanz in den Magenepithelzellen bei Triton beschrieben hatte, einen Aufsatz (54), in welchem Structuren letzterer Art, unter dem Namen intracellular network, aus Zellen vieler verschiedener Gewebe von Wirbelthieren geschildert sind: Darmepithelien, Flimmerepithelien der Epididymis, Speicheldrüsenzellen, Schleimdrüsenzellen, Zellen der Leber, der BRUNNER'schen Drüsen des Magenepithels und der Epidermis, des Hodens, der Talg- und Schweissdrüsen. KLEIN's Auffassung dieser Structuren schliesst sich im Wesentlichen nahe an die HEITZMANN's an; er betrachtet den Zellenleib als gebaut aus einem Bälkchen- oder Fibrillengerüst und einer ausfüllenden Zwischenmasse ohne Structur und hält dafür, dass der Kern, resp. dessen Netzbälkchen, mit diesem Zellengerüst in continuo sei. Die Abbildungen KLEIN's sind aber bei Weitem nicht so schematisch wie die HEITZMANN's; sie stellen meistens enge, in sich überall verbundene Netzwerke mit gleichen Maschen dar, gut den Bildern entsprechend, welche man durch viele Reagentien und mit mittleren oder auch stärkeren optischen Mitteln, ohne Beleuchtungsapparat, erhalten kann. Die Untersuchungsmittel KLEIN's hierbei waren im Wesentlichen härtende Fixirflüssigkeiten, Alkohol, Methylalkohol, Chromsäure, Gemische der letzteren, und Chromsalze nebst Färbung; bei einigen seiner Objecte — so Epidermiszellen — wurde auch das frische Gewebe und das in Jodserum macerirte benutzt.

Gleichzeitig nahm FROMMANN seine Arbeiten über Zellstructuren an verschiedenen Objecten wieder auf, nachdem er 1878 (36) und

1) a. a. O. S. 358—359.

1879 (37) Untersuchungen über die Structur der Dotterhaut des Hühnereies und über den Bau der Zellmembran und Bildung der Stärkekörner bei Pflanzen vorgenommen hatte, worin er eine Entwickelung der letzteren Körner aus Protoplasmanetzen und eine Durchsetzung der pflanzlichen Zellmembran mit Protoplasmafäden vertrat.

Er stellte zunächst eine Nachprüfung der von mir untersuchten Knorpelzellen von Salamandra an (38 und 39). Leider ist dies nicht an dem Ort geschehen, den ich mir als besonders günstigen gewählt hatte (lebendige Larve), sondern FROMMANN hat Spirituspräparate vom erwachsenen Thier benutzt und als frisches Object daneben die Ränder von Knorpelplatten „ohne Entfernung ihres bindegewebigen Ueberzuges“ verwendet, ein Zustand, in welchem allerdings die Beobachtung stark verdunkelt ist. Hierauf glaube ich einige Differenzen beziehen zu müssen, die unten (Cap. 2) zur Sprache kommen. Das Vorhandensein von Fäden in der Zellsubstanz, das ich beschrieben hatte, wird von FROMMANN im Wesentlichen bestätigt, er schildert ihre Anordnung aber in einer Art, der ich mich nicht recht anschliessen kann.

Eine sehr fein reticulirte Structur beschreibt FROMMANN am gleichen Orte in der Zellsubstanz der Hautepithelien vom Hühnchen. — Was sich davon auf die Zellkerne bezieht, kommt im zweiten Abschnitt zur Besprechung.

Weitere Arbeiten FROMMANN's aus den Jahren 1880 und 1881 mögen hier gleich angeschlossen werden; er beschreibt (40, 42) fadenförmige und netzförmige Differenzirungen in der Zellsubstanz von Blutzellen des Flusskrebses, Wimperzellen des Frosches und Versuche über Bewegungserscheinungen im Zellinneren bei Anwendung inducirter Ströme, und veröffentlicht eine umfangreiche Abhandlung „Ueber Structur und Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzenzellen“ (41), in welcher ein fein netzförmiger oder gerüstförmiger Bau der beweglichen Zellsubstanz für viele Objecte geschildert und ein ähnlicher Bau der Chlorophyllkörper eingehend beschrieben wird.

J. ARNOLD publicirte 1879 einen sehr verdienstvollen Aufsatz (6), der sich die Aufgabe stellte, durch Sammlung und Besprechung der bezüglichen Literaturangaben allgemeinere Aufmerksamkeit darauf zu lenken, dass — um ARNOLD's eigene Worte zu brauchen — „der Bau der Zelle und des Kerns kein so einfacher ist, wie wir uns denselben vorzustellen pflegen.“ Es ist von besonderem Werth, dass ARNOLD bei diesem Anlass seine eigenen früheren Beschreibungen der Ganglienzellen (3, 4 u. a. a. O.), in welchen nach der damaligen Lage der Probleme die gesehenen Bauverhältnisse auf ein-

dringende Nervenfasern, also auf besondere Eigenthümlichkeiten dieser Zellenart bezogen worden waren, jetzt nach fortgesetzter Untersuchung selbst in Vergleich mit den Structuren anderer, nicht nervöser Zellenarten bringt, welche seitdem gefunden waren.[1])

Schmitz (s. Lit.-Verz., Anhang) ist neuerdings bei eigenen ausgedehnten Untersuchungen an Pflanzenzellen, besonders auf Grund von Hämatoxylinfärbung, im Wesentlichen zu dem gleichen Ergebniss gelangt, wie Frommann (s. o.), auf den er sich auch vielfach bezieht: „dass ein Gerüste feinster Fibrillen in sehr verschiedener Ausbildung im Pflanzenzellenkörper sich vorfinde.

Seitdem sind noch mehrere Angaben hervorgetreten, die sich auf Differenzirung der Zellsubstanz beziehen — manche mögen mir wohl auch in der Fülle der heutigen Literatur entgangen sein. Ich erwähne die Bemerkung Stricker's (89) über ein gitterförmiges Fadenwerk in der Substanz der Speichelkörperchen; die Angabe Kupffer's (64, S. 19), dass die anscheinende Granulirung der parablastischen Zellen im Dotter von Reptilien auf eine fadenförmige Anordnung der Substanz zurückzuführen ist; die Entdeckung Waldeyer's, dass die Haarrindenzellen einen Fibrillenbau besitzen (93, S. 150).

Stricker und Spina (s. Nachtrag zum Lit.-Verz. Abschnitt I) haben intracellulare Netzwerke in den Hautdrüsenzellen des Frosches beschrieben und sprechen den Netzfäden vitale Contractilität zu.

In letzter Zeit habe ich Mittheilungen über einen Fadenbau in den Ganglienzellen der Spinalknoten gemacht (31), welcher der Anordnung nach nicht identisch ist mit der bekannten streifigen Structur, wie sie in centralen Nervenzellen vorliegt, vielmehr nach der Lagerung der Fäden eher mit der Structur der Knorpelzellen, Leberzellen und Eier übereinkommt.

Gleichzeitig[2]) hat Sigmund Freud (32) bei einer genauen Unter-

1) Ich darf hierbei nicht unbemerkt lassen, dass Arnold die Möglichkeit einer functionellen Verschiedenheit in beiden Fällen ausdrücklich reservirt hat. A. a. O. S. 2. Für die frühere, sehr umfangreiche Literatur, welche speciell den Bau der Ganglien- und Nervenzellen betrifft, erlaube ich mir auf Arnold's eben citirten Aufsatz und sein Lit.-Verz., sowie auf den meinigen (31) zu verweisen. Denn wenn auch jene Literatur sehr Vieles enthält, was offenbar mit den hier behandelten Structuren zusammen gehört, so wurde es zur Zeit der Publicationen doch allgemein als specifisches Bauverhältniss nervöser Zellen aufgefasst und vielfach so sehr in diesem Sinne gedeutet, dass der Objectivität der Angaben dadurch Schaden erwuchs.

2) Freud's und meine erwähnten Arbeiten waren unabhängig von einander und konnten auf einander keinen Bezug nehmen, weil die erstere, der Akademie am 15. December 1881 vorgelegt, erst im Frühling 1882 in meine Hände kam, während die meinige im Anfang Decembers 1881 abgeschlossen an Prof. Waldeyer abgegangen war.

suchung der überlebenden Nervenzellen des Flusskrebses gefunden, dass die schon von REMAK entdeckte, annähernd concentrische Streifung dieser Zellenkörper nicht ein speciell nervöses Structurverhältniss derselben ist, sondern auf allgemeine Bauverhältnisse der thierischen Zelle zurückgeführt werden kann (a. a. O. S. 36). Es ist freilich zu bemerken, dass FREUD sich für solche allgemeine Structuren wesentlich auf BRÜCKE's Aufsatz: Die Elementarorganismen (14) beruft, die Arbeiten FROMMANN's (mit Ausnahme der ältesten, s. FREUD S. 34) nicht berücksichtigt, dessen Angaben, „so weit sie über das von REMAK und MAX SCHULTZE Beobachtete hinausgehen", nicht bestätigt oder verwerthet und das Gleiche über HEITZMANN's Angaben äussert, die er mit Recht „zum Theil extravagante" nennt.

OPENCHOWSKI (s. Lit.-Verz., Nachtrag) fand an Goldpräparaten der Nickhautdrüsen des Frosches Uebergänge von marklosen Nervenfasern in die Substanz der Drüsenzellen und zwar, wie er sie darstellt, in das von STRICKER und SPINA (s. o.) erwähnte Netzwerk.

ZWEITES CAPITEL.

Eigene Befunde.

Meine Publication über den Bau der Spinalganglienzellen war nur ein Bruchstück aus weitergreifenden Arbeiten. Denn ich habe während der letzten sechs Jahre nach und nach möglichst alle Objecte, um die es sich in den vorerwähnten Angaben handelt, selbst mit verschiedener Behandlung in Augenschein genommen, zugleich mich auch in anderen Zellenarten nach Structuren umgesehen und die Fälle genauer studirt, wo sich solche besonders deutlich ergaben. Einige davon gelangen im Folgenden zur Besprechung.

Knorpelzellen.

Die Knorpelzellen verdienen hier eine wiederholte Beschreibung, erstens, weil seit meiner ersten die neueren, etwas abweichenden Angaben FROMMANN's eingetroffen sind, zweitens, weil die Knorpelzellen an dem von mir gewählten Object (Kiemenleiste der Salamanderlarve) in der That unter den fixen Gewebszellen das sicherste und beste Object genannt werden müssen, an welchem bis jetzt Protoplasmastructuren im lebendigen Zustand

studirt sind. Ich habe seit meinen ersten Arbeiten daran (27)[1]) hundertfach diese Beobachtungen wiederholt, in den letzten Jahren unter Zuhülfenahme der Oellinsen und des ABBE'schen Beleuchtungsapparates, was die Bilder sehr verdeutlichen hilft. Man sieht damit nur noch schärfer dasselbe, was ich vor Jahren a. a. O. beschrieben habe und hier genauer in Fig. 1 und 2a Taf. I zeichne:

Der Zellkörper ist durchzogen von ziemlich stark lichtbrechenden Fäden, von weniger als 1 μ Durchmesser und gewundenem Verlauf; sie sind meistens um den Kern dichter angeordnet und zugleich mehr wellig verschlungen; in Zellen, die den Oberflächen der Knorpel nahe liegen, vielfach im Ganzen concentrisch zum Kern angeordnet, wie ich es früher beschrieb; in der Mitte der Knorpel aber meist ohne solche Regel der Anordnung, womit ich meine früheren Angaben zu vervollständigen habe. Die Peripherie der Zelle wird bald von Fäden ganz oder fast freigelassen, bald auch nicht, zuweilen sind sie hier selbst recht dicht. Dass man eine netzförmige Verbindung der Fäden unter einander sehen könnte, oder auch eine wirkliche Verbindung von Fäden mit dem Umfang des Kerns, oder gar eine Fortsetzung von Fäden in's Innere des Kerns, muss ich, trotz FROMMANN's positiven Angaben in dieser Hinsicht, in Abrede nehmen; ich kann Derartiges auch mit der Linse 1/18 von ZEISS bei besten Beleuchtungsverhältnissen nicht feststellbar nennen.

Das Paraplasma zwischen den Fäden ist in diesen Knorpelzellen entweder im Leben selbst flüssig oder, was ebenso möglich bleibt, es enthält im Leben flüssigkeitshaltige Vacuolen, deren Grenzen der Blässe wegen nicht zu sehen sind. Dass eins von Beiden der Fall sein muss, folgt aus der früher (a. a. O.) von mir mitgetheilten Beobachtung, dass die feinen Körnchen oder Fetttröpfchen, die in den Zellen vorkommen, grossentheils BROWN'sche Molecularbewegung zeigen. Ich habe die Beobachtung viele hunderte von Malen wiederholt, oft kam das ausgeschnittene Kiemenblatt nur wenige Secunden nach den Abtrennungsschnitten zur Beobachtung, so dass ohne jeden Zweifel die im Innern des Knorpels liegenden Zellen noch ganz im Lebenszustand waren; auch in ihnen waren stets Körnchen im Tanzen.[2])

---

1) 27, S. 341, Fig. 2, Taf. XV. Da die beiden damaligen Abbildungen etwas hart ausgefallen sind, gebe ich hier neue (die oben angeführten), in welchen möglichst genau das zarte Bild der lebenden Knorpelzellen nachgeahmt ist.

2) Die Knorpelstücke kommen mit ihrem Epithelüberzug zur Beobachtung, sie enthalten mehrere Lagen Zellen übereinander; von diesen wurden stets zuerst die mittleren eingestellt. Es ist nicht daran zu denken, dass an diesen, ganz kurz nach dem Abschneiden, schon Leichenveränderungen vorliegen sollten.

Wenn man die Knorpel mit Osmiumsäure, Alkohol oder Chromsäure fixirt und nachher ungefärbt in Wasser, oder gefärbt in Glycerin beobachtet, so sieht man die Anordnung der Fadenwerke mehr oder weniger verändert. An Osmiumpräparaten (Fig. 3 Taf. I) meist stärker wellige Richtungen, oft ähnlich wie bei Leberzellen nach Chromsäurewirkung, locale Zusammenballungen des Fadenwerks; dabei körnige Gerinnungen an den Fäden klebend oder frei. Chromsäurepräparate in Damarlack zeigen mir die Verhältnisse der Knorpelzelle noch am ähnlichsten denen an der lebenden Zelle; Alkoholpräparate, ob mit oder ohne Färbung, recht viel undeutlicher. Aber aus all diesen Behandlungen gewinnt man doch die Ueberzeugung, dass die präformirten Fäden in ihnen vorliegen und nur in ihrer Lage etwas verändert, etwas durch Gerinnsel beschlagen und undeutlich gemacht sind.

Dies ist die Beschreibung, die ich nach möglichst sorgfältiger Prüfung geben kann. FROMMANN, der die Knorpelzellen von Salamandra nach mir untersucht hat (38, 39), findet dagegen reichliche Zusammenhänge der Fäden unter sich und mit den Structuren des Kerns, überhaupt noch vieles Detail in dem Fadenbau, für dessen nähere Beschreibung ich auf seine Arbeit verweise. FROMMANN hat jedoch als frisches Object den Sternalknorpel des erwachsenen Salamanders untersucht und nicht die von mir empfohlenen Kiemenblätter der Larve, welche lebend viel bessere Objecte sind, da sie im unverletzten Zustand viel grössere Durchsichtigkeit bieten. Den Sternalknorpel habe ich nach früheren eigenen Versuchen längst bei Seite gelassen; er ist durch den fest haftenden Bindegewebsüberzug so verdunkelt, dass die Bilder der Zellen sehr trüb ausfallen im Vergleich zu denen des Larvenkiemenknorpels. Abpräpariren des Bindegewebes vom Sternalknorpel würde natürlich die Lebenstreue beeinträchtigen, FROMMANN giebt auch ausdrücklich an, es darauf gelassen zu haben; durch diesen Ueberzug hindurch kann ich zwar etwas dämmerhaft noch die Fäden im Zellkörper und die Structuren des Kerns unterscheiden, auch wohl hie und da ein Körnchen tanzen sehen, wo es günstig liegt, aber ich kann nicht zugeben, dass man an einem so unklaren Object Dinge, wie die feinere Lagerung der Fäden und ihr Verhältniss zum Kern, so speciell ausmachen könnte, wie es FROMMANN versucht.

An Methylgrünfärbungen von frischen oder Alkoholknorpeln, welche FROMMANN benutzt hat und die ich zur Controle versucht habe, finde ich ebenfalls nichts, was über meine obige einfache Beschreibung hinausgeht. Einiges hierüber wird noch im Abschnitt „Kern" zu sagen sein.

FROMMANN spricht wiederholt von einer „Grenzfaser", welche bald

vollständig, bald mit Unterbrechungen, den Umfang der Zelle [1]) umschliesse. Ich verstehe nicht ganz, wie man bei einem Zellenumfang, der doch die Form einer Kugelfläche oder Ellipsoidfläche hat, von „einer Grenzfaser" reden kann. FROMMANN beschreibt ferner Durchbrechungen der Kernmembran und Zusammenhänge der Netzwerke des Kerns mit den Fäden der Zellsubstanz; von Beidem kann ich an meinem klaren Object und ebenso an anderen Knorpeln nichts feststellen, weder frisch, noch mit Färbung und bei bestgewählter Beleuchtung. Endlich muss ich mich dagegen erklären, dass FROMMANN hier Körnchen in der Zellsubstanz mit Fäden zusammenhängen lässt. Die glänzenden Körnchen, wie man sie in den Zellen tanzen sieht und die wohl Fett sind, kommen hierbei selbstverständlich nicht in Frage; sie liegen frei oder doch nur an Fäden. Wo ich aber etwas der Art finde, wie es FROMMANN aussagt, da muss ich die Sicherheit der Entscheidung bezweifeln, ob man ein Körnchen, oder einen optischen Faden durchschnitt, oder eine Fadenknickung vor sich hat. — Das eben Gesagte bezieht sich, wie ich noch hervorheben möchte, keineswegs auf alle anderen Zellenarten; bei Ganglienzellen z. B. sind, bei gleicher Behandlung, Körner oder Knötchen in den Fäden deutlich zu sehen.

DRITTES CAPITEL.

Leberzellen.

Die Leberzellen sind in der vorliegenden Frage durch KUPFFER's oben erwähnte Angaben ein so wichtiges Object geworden, dass ich nicht versäumen konnte, sie mit dessen eigenen und anderen Methoden selbst zu prüfen. Mit Osmiumsäurelösung [2]) be-

---

1) Wie es FROMMANN ausdrückt: „Den äquatorialen Durchmesser". S. 2 a. a. O.

2) Ich habe 0,5 p. c., 1 p. c. und 1/2 p. c. Osmiumlösung benutzt, alles mit dem gleichen Erfolg. — Theils habe ich Stückchen von der Leber des frisch getödteten Thieres in die Säure geworfen, theils auch, um jede Quellung zu vermeiden, die durch Veränderung der Druckverhältnisse im Gewebe beim Anscheiden der Leber entstehen könnte, die nach Oeffnung der Bauchhöhle hervorquellende Leber rasch abgebunden und ganz in die Säure geworfen, dann nach erfolgter Erstarrung (etwa 1 Stunde Wartens) Stückchen vom Rand abgeschnitten und zu besserer Härtung einzeln in die Säure gelegt. Nach Härtung von 12 bis

handelte Lebern von Winterfröschen zeigen mir an dünnen Schnitten Bilder, die in der Hauptsache ganz der obigen Beschreibung KUPFFER's entsprechen.[1]) Nur war ich überrascht, die Fädenmasse im Zellkörper so eng localisirt zu finden, dass sie meist nur etwa die Hälfte von dessen Raum durchsetzt und ihrer Masse nach so gering, dass sie 1/4 bis 1/3 des Zellkörpers ausmacht.[2]) Ferner kann ich nicht finden, dass die Fädenmasse der Regel nach um den Zellkern oder neben ihm am beträchtlichsten angehäuft wäre, wie es KUPFFER beschreibt (S. 232). An meinen Präparaten ist dies eine ziemlich seltene Ausnahme. Meistens ist vielmehr das Fadenwerk an der Seite der Zelle localisirt und verdichtet, welche dem Gallenröhrchen angrenzt, während der Kern an der entgegengesetzten, dem Blutgefässe zugewandten Seite liegt und entweder gar keine oder nur wenige Fädenansammlungen um sich her hat.[3]) Die Fäden strahlen in dichten Büschen von den Gallenröhrchenquerschnitten her divergirend in die Paraplasmamasse, meist ohne den Kern zu erreichen (Fig. 6). Die Fetttröpfchen dagegen, welche die Zelle enthält, liegen constant an der Kernseite, d. i. Blutgefässseite des Zellkörpers, meist zahlreich in der schmalen Schicht zwischen Kern und Capillarwand angehäuft (s. ebenda).

Ferner muss ich darin etwas von KUPFFER abweichen, dass ich an Osmiumpräparaten nicht, wie er, eine „netzförmige Verbindung der Fäden mit eckigen und rundlichen Maschen" constatiren kann. Mit mittleren Trockenlinsen, auch noch mit guten Immersionslinsen ohne Beleuchtungsapparat, kann es so aussehen, nehme ich aber den letzteren zu Hülfe, so ergeben sich die anscheinenden netzförmigen Verbindungen überall als unsicher, und wird das Geständniss nöthig, dass es sich ebensowohl um dicht aneinander hin passirende, stellenweise bis fast zur Berührung genäherte Fäden von geknicktem Verlauf handeln könnte. Freie Körner, welche

---

24 Stunden wurde gut gewaschen und theils gleich geschnitten, theils in Alkohol nachgehärtet.

Im Anfang zeigen die Präparate die KUPFFER'sche Fädenstructur nur blass, ebenso die Kerne. Lässt man die Schnitte in Wasser, das mit etwas Alkohol versetzt ist, 1—2 Tage am Licht stehen, so färben sich die Fäden viel dunkler bräunlich und treten auch die Kerne viel schärfer hervor. — Hämatoxylinfärbung tingirt die letzteren gut, die Fäden werden dadurch nicht eben deutlicher.

1) Vergl. Fig. 5, 6, 7, Taf. I. Ich gebe hier nur ungern einige Zeichnungen des Objects, da KUPFFER selbst es bisher noch nicht abgebildet hat, wollte aber nicht darauf verzichten, um den Zweifeln KLEIN's gegenüber die Richtigkeit von KUPFFER's Beschreibung zu vertreten.

2) Fig. 5, 6, 7, Taf. I.

3) Solche Bilder hat übrigens auch KUPFFER gesehen und beschrieben (S. 233), hält sie jedoch für die Ausnahme.

nicht Fett sind (blass bei starker Osmiumwirkung), kommen entschieden zwischen den Fädenmassen vor, wie es Kupffer angegeben hat, und finden sich auch hie und da im Paraplasma. Die Entscheidung aber, ob diese Körner die gleiche Substanz sind wie die Fäden, scheint mir vor der Hand nicht zu geben.

Das Paraplasma oder die Interfilarsubstanz erscheint bei mittleren Vergrösserungen ganz so hyalin, wie es Kupffer beschrieb; mit Immersion und Beleuchtungsapparat sehe ich darin eine feine, gleichmässige, sehr blasse Zeichnung, halb granulirt, halb fadig, die ich in Fig. 6 und 7 angedeutet habe. Nach den Osmiumpräparaten allein würde sich nicht urtheilen lassen, ob man es dabei mit einer Structur oder einer Gerinnungserscheinung zu thun hat; die Wirkung anderer Reagentien macht, wie gleich zu besprechen sein wird, das Letztere wahrscheinlicher oder doch annehmbar.

An dem frischen Präparat aus der Froschleber in Humor aqueus oder Kochsalzlösung kann ich bei gut regulirter Beleuchtung jedenfalls, entsprechend Kupffer's Beschreibung, so viel ausmachen, dass in den Zellen Fäden zu sehen sind; über ihre Anordnung freilich und über die sonstige Beschaffenheit des Zellkörpers möchte ich nach solchen frischen Objecten allein nicht weiter urtheilen, denn die Leberzellen quellen und erblassen bei solcher Behandlung sehr rasch in dem Grade, dass man wohl nicht mehr auf unveränderten Zustand ihrer Structur schliessen kann.

Die Beschreibung, die Klein (54) von den Leberzellen mehrerer Säugethiere giebt und deren Auszug oben gegeben wurde, lautet gegenüber der Kupffer'schen sehr abweichend. Klein findet ein ganz regelmässiges, gleichmaschiges Netzwerk von Bälkchen überall durch die ganze Zellsubstanz ausgedehnt und bemerkt speciell (S. 163), dass er dieses Netz nicht an einer Stelle (nach Kupffer um den Kern) besonders angehäuft finde. Klein bezieht sich auf Präparate aus Alkohol, Methylspiritus, Chromkali, Chromsäure, Gemischen von Chromsäure und Methylspiritus. Osmiumpräparate der Froschleber scheint er nicht gemacht zu haben, da er in solchem Falle gewiss das Richtige in Kupffer's Beschreibung derselben erkannt und erwähnt haben würde.

Es war auf Grund dieses Widerspruchs beider Untersucher schon zu erwarten, dass die Reagentien ungleiche Wirkungen auf die Leberzelle äussern. Ich habe zunächst, um sicher vergleichbare Grundlage zu haben, die Froschleber nach Härtung mit Alkohol, Chromsäure (0,2—0,4 p. c.) und chromsaurem Kali an feinen Schnitten mit besten optischen Mitteln geprüft. Es fällt da bei Untersuchung mit Wasser oder verdünntem Glycerin sofort auf, dass das Bild der Zelle ein anderes ist, wie nach der Kupffer'schen Osmiumbehand-

lung.[1]) Der Zellkörper zeigt an Alkohol- und Chrompräparaten eine peripherische Verdichtung, die fälschlich als eine wahre Membran imponiren kann; doch ist es ganz möglich, dass die Leberzelle wie auch manche andere eine dichtere periphere Schicht, ein „Ektoplasma" besitzen mag, das den Anlass zu jener Erscheinung giebt, das ich dann aber schon deswegen nicht eine Zellmembran nennen möchte, weil eine scharfe und glatte Absetzung nach Innen fehlt. — Das Innere des Zellkörpers ist durchspannt von Fäden, die aber nicht in der Art localisirt sind, wie es die Osmiumpräparate zeigen[2]), auch nicht so stark wie an diesen durcheinander gewirrt und geknickt sind; sondern sie durchspannen ziemlich gleichmässig den Zellkörper und haben mehr gestreckten, doch immer noch oft recht unregelmässigen Verlauf. Sie sind aber, was an Osmiumpräparaten nicht vorliegt, bald hier bald dort mit Körnchenmassen oder rauhen Auflagerungen beschlagen. Der Kern zeigt sich hier immer von Fäden umlagert. Die Räume, die zwischen diesen Fadenwerken bleiben, sind hier nicht, wie an Osmiumpräparaten, von einer compacten, fein granulirten Masse erfüllt, sondern erscheinen nur von Flüssigkeit eingenommen.

An Chromsäurepräparaten sind die körnigen Auflagerungen im Ganzen reichlicher und verdecken die Fadenwerke stärker, als an Alkoholpräparaten.

An der Leber des Salamanders habe ich ebenfalls Versuche mit Osmiumsäure gemacht, hier aber deswegen nicht viel über die Fadenwerke ermitteln können, weil bei den Frühlingsthieren, die mir dafür lebend zu Gebot standen, die Leberzellen zu dicht mit Fetttröpfchen und besonders mit blassen Körnchen anderer Art durchsetzt sind, als dass man die Fäden in ihrer Disposition gut erkennen könnte; man sieht hier an günstigen Stellen feiner Schnitte nur so viel, dass Fäden vorhanden sind.

An Leberzellen von Säugethieren (Schwein), die mit Alkohol oder Chromsäure fixirt sind, ergiebt sich im Ganzen Gleiches wie beim Frosch, nur sind die Fadenwerke hier dichter, ihre Besetzung mit körnigen Auflagerungen reichlicher (Fig. 10 Taf. I).

Zur Vervollständigung gebe ich in Fig. 11 Taf. I auch noch das Bild einer Leberzelle, wie es einer sicherlich künstlichen Veränderung entspricht, wie man es aber aus schon länger abgestorbenen und dann in Spiritus gehärteten Lebern oft vor Augen bekommen kann; es könnte an kleinen Leberzellen, wie die des Säugethieres, oder bei schwächeren Linsen auch an den grösseren der Amphibien leicht

---

1) Fig. 8—10, vergl. mit 5—7, Taf. I.
2) Fig. 5—7.

einen Bau vortäuschen, wie ihn Heitzmann als typisch für die Zelle überhaupt hingestellt hat. Der Zellkörper ist durchsetzt von Vacuolen, oft noch gleichmässiger in der Grösse, wie es die Figur zeigt, wodurch natürlich die Zellsubstanz in die Form eines Fachwerks gebracht ist, das man nicht mit einem präformirten Netzbau verwechseln darf. Bei Präparaten, die ganz frisch oder lebend mit den oben genannten Reagentien fixirt waren, habe ich Derartiges nie gefunden; die wirklichen Fäden in der Zellsubstanz sind, wie der erste vergleichende Blick zeigt, von gleichmässiger Dicke und viel feiner, als die Balken des arteficiellen Fachwerks in Fig. 11.

Mit den vorhin beschriebenen Befunden kann ich also auch die Befunde von Klein zum Theil bestätigen, aber nicht ganz. Es ist in der That nach solcher Behandlung eine allseitige Ausdehnung von Fadenwerken durch den Zellkörper ersichtlich. Aber diese Fadenwerke haben bei stärkeren Linsen und guter Beleuchtung nicht die Form von so regelmässigen gleichmaschigen Netzwerken, wie Klein sie etwas schematisch, nach mittelstarken Systemen dargestellt hat. Weder nach dem in Wasser untersuchten Alkohol- oder Chrompräparat, noch nach Färbung und Aufhellung lässt sich mit Sicherheit von einem „netzförmigen" Zusammenhang reden, obwohl ein solcher möglich bleibt.

Die Deutung der beiderseitigen, anscheinend widersprechenden Erfahrungen Kupffer's und Klein's ergiebt sich also einfach. Es kann bei Vergleichung der frischen, der Osmium-, der Spiritus- und Chromsäureobjecte nicht zweifelhaft bleiben, dass die Fäden, die in allen gesehen werden, eine und dieselbe Structur sind. Durch die Osmiumwirkung erleidet diese eine brüske Veränderung, indem die Fädenmasse contrahirt und einseitig zusammengeballt wird, meistens nach der Seite der Zelle hin, welche dem Kern gegenüber liegt.

Das Gleiche kann am frischen Präparat, auf Grund der Aufquellung des Paraplasma, erfolgen. Die übrigen Reagentien erhalten das Fadenwerk mehr in seiner ursprünglichen Anordnung — ob ganz so, lässt sich nicht behaupten — ausgespannt. Dagegen verändern diese Reagentien die Zwischensubstanz, das Paraplasma, in der Art, dass sie darin körnige Gerinnungen entstehen lassen, die sich den Fäden in verschiedener Vertheilung anheften, während die Osmiumsäure eine gleichmässige, homogene oder feinkörnige Gerinnung des Paraplasma bewirkt.[1])

---

1) Es ist allerdings, wie oben bemerkt, auch möglich, dass das Paraplasma eine solche granulirte oder sehr feinfadige Beschaffenheit wirklich als präformirte Structur in sich besitzen könnte, welche durch die Osmiumsäure

So wenigstens glaube ich mir die so verschiedenen Wirkungen der Reagentien am besten erklären zu können. — Wenn man, wie es KUPFFER thut, den Fäden Contractilität zuschreibt, auf Grund der sehr langsamen Bewegungen, die er im frischen Präparat an denselben beobachten konnte, so würde man sagen können, dass die Osmiumsäure die Fäden zu einer plötzlichen starken Contraction veranlasst, während die übrigen Reagentien sie langsamer und mehr in situ erstarren machen. Andererseits steht auch der Annahme nichts im Wege, dass die Zusammenballung des Fadenwerks durch Osmiumsäure eine mit dem plötzlichen Absterben verbundene Schrumpfungserscheinung sein kann.

Ich möchte hier gleich darauf hindeuten, dass man, wenn in diesem Falle eine vitale Contractilität der Fäden angenommen werden soll, darum nicht berechtigt wäre, allen gleichartigen Fadenbildungen in Zellen dieselbe zuzuschreiben. Denn bei Knorpelzellen, Eizellen, Bindegewebszellen u. A. (siehe oben und unten), äussert die Osmiumsäure keineswegs die Wirkung, die bei der Leberzelle so auffallend ist, dass sie die Fadenwerke zerreisst und nach einer Seite des Zellkörpers contrahirt, sondern sie erhält sie bei allen jenen Zellen gleichmässig ausgedehnt (s. z. B. Fig. 3 und 17, Taf. I).

VIERTES CAPITEL.

Eizellen.

Ich wende mich nun zu einer Zellenart, bei welcher Bauverhältnisse der Zellsubstanz ein ganz besonderes Interesse zu beanspruchen haben, zur Eizelle und speciell zum Säugethierei. [1])

---

conservirt würde, während die anderen erwähnten Reagentien das Paraplasma lösen und verändern. Vergl. jedoch hierüber unten die Beobachtungen über Osmiumwirkung bei Pflanzenzellen (Cap. 10).

1) Die Dotterstructuren an meroblastischen Wirbelthiereiern (Fische, Reptilien), die von EIMER (96) und BALFOUR (97) bereits untersucht und beschrieben sind, lasse ich hier ausserhalb der Besprechung, ohne ihre Wichtigkeit für die Morphologie der Zelle im Allgemeinen zu verkennen; insofern es mir hier nur darauf ankommt, an einer Anzahl von selbstuntersuchten Beispielen differenten Bau von Zellkörpern zu demonstriren, welche früher für homogen gehalten wurden, sind jene Fälle hier weniger am Orte, da es sich bei ihnen doch um Zellen handelt, die durch besonders starke Einlagerung von Dotterbestandtheilen auch eigene Bauverhältnisse erhalten haben könnten.

In den grösseren bekannten Specialarbeiten, die Eierstöcke und Ei der Säugethiere betreffen, so in den Werken Pflüger's (71) und Waldeyer's (91, 92), wird über einen differenten Bau der Zellsubstanz des Eies — also „des Dotters“ nach der gewöhnlichen Ausdrucksweise — noch nichts erwähnt; abgesehen natürlich von der Durchsetzung mit Dotterkörnern. Waldeyer bezeichnete damals den Hauptdotter, d. i. also die Zellsubstanz des Eies als „von gewöhnlichem Protoplasma nicht abweichend“, wobei jedenfalls an Structuren der hier besprochenen Art nicht gedacht sein kann, da solche zur Zeit, wo die Stelle geschrieben wurde, noch nicht in Rede kamen.

Die ersten Beobachtungen über eine Structur der Zellsubstanz im Säugethierei sind meines Wissens von Schäfer (79, S. 242) und van Beneden (9, S. 519 ff.) bekannt gegeben. Schäfer beschreibt die Verhältnisse, nach Pikrinsäurepräparaten, in den Worten:

„In small ovarian ova the vitellus, as in the corresponding ova of the bird, is in the form of a comparatively open network of anastomosing filaments (fig. 21. 22). These tend to become collected more thickly together immediately around the germinal vesicle, and also at the periphery of the vitellus. In larger ova a network is no longer recognisable, but the vitellus acquires a uniformly granular aspect, with generally a number of larger and more distinct granules imbedded in it. In maturing ova the vitelline granules are chiefly collected immediately in contact with the inner surface of the Zona pellucida, but are also distributed throughout the whole vitellus, *disposed, it has sometimes appeared to me, in closely anastomosing tracts, leaving clear intervals between.*“

Ich unterstreiche die letzten Worte, unter Hinweis auf meine folgende Beschreibung (unten).

E. van Beneden beschreibt in seiner Arbeit über die Ovarien von Vespertilio und Rhinolophus (9, 1880, p. 45 [519] ff.) die nahezu reifen Eier folgendermaassen: den Kern excentrisch gelagert, eine klare und homogene Masse als centralen Kern des Eikörpers, ohne gröbere Dotterkörner; eine ähnlich beschaffene Rindenportion der Zona anliegend; zwischen beiden eine hellere Substanzpartie, die gröbere Dotterkörner enthält. van Beneden hat diese drei Portionen schon in einer vorhergehenden Arbeit (10, Recherches s. l'embr. des mammifères. La form. d. feuill. chez le Lapin. Arch. d. Biolog. 1880) als „masse médullaire, couche intermédiaire et couche corticale du vitellus“ bezeichnet. Das Ansehen derselben nennt er sehr verschieden, je nachdem man das frische Ei oder Schnitte von Reagentienpräparaten untersucht. An den letzteren (Osmium, Pikrin) findet er in der hellen couche intermédiaire eine sehr deutliche reticulirte Structur, für die er sich auf die erwähnten Angaben Balfour's und Schäfer's bezieht, es aber unentschieden lässt, ob sie ein Reagentienprodukt oder natürlich präformirt sei, denn, wie er sagt: „On n'en aperçoit aucune trace sur le vivant.“

Obwohl das, was ich selbst jetzt zu beschreiben habe, gerade auch am frischen Ei sehr wohl zu sehen ist, und obgleich meine Befunde in Einigem sich anders gestalten, als es der Beschreibung van Beneden's entspricht, glaube ich doch, dass es sich in beiden Fällen um die gleichen Structuren handelt, und möchte zunächst die Differenzen auf Verschiedenheiten der Objecte schieben (Fledermausei und Kaninchenei); ersteres hatte ich selbst noch nicht zur Verfügung. Auch soll im Voraus bemerkt sein, dass ich zu der Darstellung van Beneden's, wonach der Eikörper in jene drei Substanzportionen gesondert ist, nicht in Opposition treten will, wenn ich auch am Kaninchenei bei meinen Untersuchungsweisen die Anordnung nicht ganz so gefunden habe (s. unten).

Ich habe vor zwei Jahren bei Untersuchungen über die Eizelle und ihre Entwickelung, deren Ergebnisse noch nicht veröffentlicht sind, am frischen Säugethierei und an Reagentienpräparaten die Differenzirung gefunden und seitdem vielfach beobachtet, die ich im Folgenden beschreibe. Hensen, dem ich diese Befunde vorläufig zur Verfügung stellte, hat in seinem Werk über Physiologie der Zeugung (51) eine Abbildung eines Kanincheneies nach einem meiner Präparate gegeben, in welcher die betreffenden Verhältnisse angedeutet sind.[1]) Inzwischen ist noch eine kurze einschlägige Mittheilung von Klein zur Sache erfolgt; er sagt in seinem Atlas of Histology. 1880. S. 289: „In sections through the hardened ovary of the rabbit, dog, cat guinea pig, the protoplasm contains a more or less distinct reticulum of fine fibrils."

Wie immer, wo es möglich ist, ging ich vom frischen Object aus. Die ganz gereiften Kanincheneier, die man aus grossen Follikeln durch deren Oeffnen isolirt, sind aus zwei Gründen nicht gut geeignet; erstens wegen ihrer dichten Durchsetzung mit grösseren glänzenden Dotterkörnern, dann, weil man sie mit der Entfernung aus dem Follikel schon unter sehr differente Bedingungen bringt und des Naturzustandes nicht mehr sicher ist. Solche Eier in Humor aqueus oder 0,6 Kochsalzlösung zeigen meistens schon gleich beim ersten Anblick, ausser den Dotterkörnern, eine gleichmässige Durchsetzung der Zellsubstanz mit blassen, regelmässig runden Räumen, offenbar Vacuolen. Das Bild entspricht sehr dem bei Waldeyer (92) S. 555 gezeichneten Ei, wenn man sich die dort hell dargestellten groben Dotterkörner (e in Waldeyer's Figur) durch die betreffenden Vacuolen ersetzt denkt. Ich kann noch keine Ent-

1) Bei dem stark verkleinerten Maassstab sind jedoch die Stränge dort bedeutend dicker und von ungleicherem Durchmesser angegeben, als sie mit einer guten starken Linse aussehen. Vergl. Fig. 15 Taf. I hier.

scheidung geben, ob diese Vacuolen in solchen älteren Eiern natürlich oder erst nach dem Herausnehmen des Eies als Veränderungen entstanden sind. Letzteres wäre möglich, weil die Vacuolen an den mittelreifen Eiern fehlen, und weil ein Ei, das man aus seinem Follikel entfernt und in Humor aqueus, Lymphe oder Kochsalzlösung bringt, offenbar unter veränderte Diffusionsbedingungen kommt und also Veränderungen erleiden kann.

Die betreffenden Vacuolen werden auch an Osmiumpräparaten (Schnitte nach Härtung des ganz frischen Ovariums) in den reifen Eiern ebenso gefunden, wie ich sie eben beschrieb.

Man bemerkt ferner an solchen grösseren, vacuolenhaltigen Eiern, schon gleich nach der Anfertigung des frischen Präparats, eine deutliche Molecularbewegung zahlreicher kleiner Dotterkörner an den Grenzen der Vacuolen, während die in der Protoplasmamasse steckenden fest liegen. Dies braucht nun allerdings ebenso wenig, wie die Vacuolen selbst, eine Veränderungserscheinung zu sein, denn aus der obigen Beschreibung der Knorpelzelle ergiebt sich ja, dass der Körnchentanz dort auch im Leben vorkommt.

Um jedoch allen Verdacht auf Veränderungen durch Absterben möglichst fern zu lassen, habe ich mich an etwas jüngere, mittelreife Eier gehalten, die man noch in situ in ihrem Follikel, umgeben von dessen Epithel, untersuchen kann. Vom Eierstock eines eben getödteten Kaninchens macht man rasch mit einer sehr scharfen Klinge Schnitte, am besten in schräg-flacher, fast tangentialer Richtung, in denen man genügend mittelgrosse Follikel findet und die dünn genug gerathen, um Eier darin, eben noch vom Follikelepithel umhüllt, mit starken Linsen untersuchen zu können. Aus Follikeln, in denen noch kein erheblicher liquorhaltiger Raum entstanden ist, fällt das Ei nicht heraus, auch wenn die Theca angeschnitten ist. Am sichersten sind natürlich Schnitte, an denen Letzteres nicht geschah. Als Zusatz benutzte ich gewöhnlich Humor aqueus des Thieres.

Hier sieht man nun in der Zellsubstanz die Bilder, wie ich sie durch Fig. 15 Taf. I darstelle; der Zellkörper wird durchzogen von geknickt und wellig verlaufenden Fäden, die allerdings selbst so blass sind, dass sie sich am frischen Object kaum sicherstellen lassen, aber sich dadurch markiren, dass sie mit den hier noch feinen Dotterkörnern besetzt sind oder dieselben in ihrer Substanz enthalten; es ist nicht mehr recht auszumachen, was von Beidem der Fall ist. Die Fig. 15 giebt das Bild bei nur wenig wechselnder Einstellung; man sieht, dass bei Abrechnung der Fäden und der von ihnen getragenen Körner noch gut die Hälfte des Volums oder selbst mehr übrig bleibt. Diese Masse zwischen den Fäden ist blass und erscheint structurlos, an Härtungspräparaten dagegen fein

granulirt. Die Fadenwerke sind in manchen Fällen gerade so angeordnet, wie die Figur es giebt; eine geringe dichtere Ansammlung davon liegt um den Kern (welcher an solchen Eiern immer schon etwas excentrisch liegt und bekanntlich bei weiterer Reifung an die Peripherie rückt [Fig. 16]), eine andere nimmt den äussersten Umfang nahe der Zona ein. Die letztere Ansammlung ist, so viel ich finde, constant; die Verdichtung um den Kern her dagegen kann nur einseitig sein [1]) oder auch so gut wie ganz fehlen.

Vacuolen treten in solchen Eiern, die noch in ihrem Epithel steckend untersucht werden, für's Erste nicht auf (das Bild, wie in Fig. 15, bleibt halbe Stunden lang unverändert, wenn man Verdunstung verhütet), und ebenso bleibt hier auch die Molecularbewegung von Körnchen lange aus.

Die Anordnung der Fäden lässt, soweit die heutigen besten optischen Mittel reichen, keine Regelmässigkeit erkennen; daher möchte ich die Structur hier ebenso wenig, wie an den anderen oben beschriebenen Objecten, ein „Netzwerk von feinen Fibrillen“ nennen, wie es Klein dem Eiprotoplasma zuschreibt; obschon ich übrigens nicht zweifle, dass er dieselben Dinge an Härtungspräparaten vor sich gehabt hat, die ich hier im frischen Zustand beschreibe. Es finden sich gewöhnlich einzelne Fadenzüge, die in ziemlich gerader und ungefähr radiärer Richtung vom Kern ausgehen (in Fig. 15 sind drei solche deutlich), aber es sind dies immer wenige; die meisten beschreiben sehr verschlungene und geknickte Touren, denen man durch stark wechselnde Einstellung folgen muss; und obwohl ich mich zu überzeugen glaube, dass wirkliche Gabelungen der Fäden und wieder Verbindungen untereinander vorkommen, so ist doch die Feststellung recht schwer und mir nicht absolut sicher, da eine nahe Kreuzung der Fäden bei der Zartheit des Objectes denselben optischen Effect geben würde.

Man wird wohl schwerlich zweifeln, dass das Bild einer solchen Eizelle, wie es sich unmittelbar nach Anfertigung des frischen Präparats giebt und über halbe Stunden lang unverändert bleibt, dem Naturzustande entspricht. Und dies um so mehr, da es nun auch durch Reagentien fast unverändert fixirt wird.

Am besten gelingt mir dies durch Osmiumsäure [2]) und chromsaures Kali. [3]) Beide Reagentien zeigen das Beschriebene noch

---

1) Vergl. z. B. Hensen's Abbildung a. a. O.

2) Härtung des noch warmen Ovariums in 1—2 p. c. Säure 24 Stunden (öfters Schütteln), gute Auswaschung in Wasser, Alkohol 25 p. c. 1 Tag, Alkohol absolutus 1 Tag oder länger, dünne Schnitte, Untersuchung am besten in Wasser.

3) 1 p. c., mindestens einige Monate Härtung.

etwas verschärft, indem aber zugleich in der Substanz zwischen den Fäden wieder eine ähnliche, fein granulirte Trübung entsteht, wie sie schon von der Leberzelle beschrieben wurde (Fig. 7).

Das chromsaure Kali ist für das Ei, besonders für das Säugethierei, ein weit günstigeres Fixirmittel, wie für manche andere Objecte, wozu namentlich Kerne der meisten Zellenarten gehören. Die sehr ungünstigen Erfahrungen (25), die ich mit ihm an letzteren gemacht habe, liessen mich auch für seine Wirkung auf das Ei sehr skeptisch sein und ihm hier nicht eher trauen, bis ich sicher war, dass es wesentlich nicht viel Anderes zeigt, wie das frische Präparat und die Osmiumsäure. Dies bezieht sich auch auf den Kern des Eies, dessen Innenstructur durch Kali bichromicum nicht in so eingreifender Weise verändert wird, wie andere Kernarten, indem die sonst gewöhnliche Bildung sehr scharf gezeichneter, halb künstlicher Netze im Kern hier grösstentheils ausbleibt.

Es ist sehr auffallend, dass dagegen mehrere Reagentien, welche an anderen Geweben die Structur von Zelle und Kern vorzüglich gut erhalten, so die Pikrin- und Chromsäure, gerade auf das Ovarienei der Säugethiere nicht treu conservirend wirken. Weder die Fadenstränge im Kern des Eies, noch die eben beschriebenen in seiner Zellsubstanz zeigen nach Härtung in diesen Säuren dieselbe, gleichmässig vertheilte, bei den Zellfäden zierlich gewundene Anordnung wie am überlebenden oder am Osmiumpräparat, sondern meistens wenigstens eine verzerrte und geschrumpfte, die Strangwerke im Kern sind an Pikrin- und Chromsäurepräparaten meistens zu einem Klumpen zusammengeballt. Ich verweise hierfür auf die naturgetreuen Abbildungen Schäfer's a. a. O. (Pl. 3, Fig. 19, 20, 22, 27 u. a.).

Also gerade das Reagens, das in den Kernen der meisten Zellenarten unnatürliche Verzerrungen herstellt, Kalibichromat [1]), erhält den Kernbau bei diesen Eizellen gut, während gerade die Mittel, die ihn bei andern Zellen gut fixiren, Pikrin- und Chromsäure hier verändernd auf ihn wirken; und ähnlich, wenn auch in minderem Grade, verhält es sich damit an der Zellsubstanz. Zur Erklärung wird man natürlich daran denken, dass Kern- und Zellsubstanz in der Eizelle chemische Eigenthümlichkeiten gegenüber anderen Zellenarten haben können, und insofern ist das Verhalten nicht ohne weiteres allgemeines Interesse.

Da das chromsaure Kali schon sehr vielfach zur Härtung und Schnittuntersuchung von Ovarien benutzt wurde und hier so gut

1) Vergl. meinen Aufsatz (25).

fixirt, ist es merkwürdig, dass die erwähnten Bauverhältnisse der Eisubstanz nicht schon lange beschrieben oder erwähnt worden sind, da sie sich an solchen Präparaten mit guten Linsen auch schon ohne Beleuchtungsapparat erkennen lassen.

Die Osmiumsäure scheint dagegen für die Arbeit an den Ovarien noch wenig verwerthet zu sein. Sie ist hier, in der oben angemerkten Weise verwendet, das am besten conservirende Mittel, das ich kenne; ich werde wohl an anderem Orte noch mehr mitzutheilen haben, was sie mir über die Eibildung ergeben hat. Hier erwähne ich nur, dass sie an Schnitten von selbst 20 und mehr Mikren Dicke den Fadenbau der Eisubstanz sehr deutlich zeigt, und dass sie über den Bau der Zona pellucida so klare Bilder giebt, wie ich sie von keinem anderen Reagens aus eigener Ansicht oder fremder Beschreibung kenne, und wie sie auch am frischen Ei keineswegs sichtbar sind (Fig. 17 Taf. I). Bisher läuft noch immer die Frage durch die Literatur, ob die radiäre Streifung der Zona auf eine Stäbchen- oder Faserstructur, oder auf Porencanälchen zurückzuführen sei; ja der neueste Untersucher, Schulin (82) giebt sogar an, dass er an reifen Eiern überhaupt keine Radiärstreifung der Zona gefunden habe. Ich constatire dem Letzteren gegenüber, dass ich die Streifung bei reifen wie bei mittelreifen Eiern [1]) von Kaninchen und Katze sowohl frisch, als an Chromkalipräparaten oft gesehen habe; aber freilich nur verwaschen, so dass die Frage, ob Fäden, ob Poren, nicht zu entscheiden war. Will man ein Bild haben, so scharf wie eine Federzeichnung, so nehme man ein Osmiumschnittpräparat und untersuche es mit dem Beleuchtungsapparat und einer guten Immersionslinse (Fig. 17). Man sieht da so klar, wie es nur gewünscht werden kann, dass stärker lichtbrechende doppeltcontourirte Fäden von gleicher Dicke in der Zona ziemlich radiär durch eine schwächer lichtbrechende, homogene Masse ziehen. Die Richtung ist bei den meisten nicht rein radiär, sondern geknickt, gebogen, bei einzelnen stark schräg. Die Fäden scheinen, zuweilen leicht verdickt, aus der Eisubstanz hervorzugehen (Fig. 17), ihr Ende nach hierhin ist oft leicht conisch. Nach der Aussenseite ist ihr Verhalten wenig deutlich; hier ist die Endsubstanz der ersten Zellen des Follikelepithels, zwischen der

---

1) Schulin (a. a. O.) nennt die Eier dann reif, wenn der Liquor folliculi aufzutreten beginnt. Ich constatire hier, dass auch an Eiern aus Follikeln, welche bereits grosse Hohlräume mit Liquor enthalten, die Streifung an Osmiumpräparaten ganz so deutlich zu sehen ist, wie es Fig. 17 zeigt. Nach Osmiumhärtung kann man auch solche ganz reife Eier in situ leicht in mehrere Schnitte zerlegen, da der Liquor in Osmiumsäure gerinnt und das Ei beim Schneiden gut festhält.

nächsten Kernreihe und der Zona, repräsentirt durch einen dichten, verschlungenen Faserfilz, in den die Radiärfasern der Zona einlaufen; einzelne sind noch in ihn hinein eine Strecke weit verfolgbar (s. die Figur).

Die Radiärfäden in der Zona erscheinen dabei rauh, wie gekörnt, stellenweise mit prominirenden feinsten Körnchen besetzt, wie ich es in der Zeichnung auszudrücken suche.

Der Eindruck, den diese Osmiumbilder machen, ist keineswegs der von Porencanälen, sondern von compacten Fäden; ich wiederhole, dass dieselben stärker lichtbrechend sind, als die Zwischensubstanz der Zona. Ein absoluter Beweis gegen Porencanäle liegt hierin freilich nicht; denn da die Osmiumsäure auch anderweitige Gerinnungen macht, so könnte das auch hier in einer etwaigen Flüssigkeit in Canälen geschehen, und könnte diese Gerinnung stärker lichtbrechend ausfallen als die übrige Substanz der Zona.

Doch scheint mir eine solche Annahme jedenfalls ferner zu liegen, als die andere, dass es sich um geformte Intercellularstructuren handelt, wie sie — als sogenannte Stacheln, Riffe und Zähne der Autoren — so vielfach bekannt und von mir auch am lebenden Object untersucht sind (27 und hier, Cap. 11). Also Brücken, welche aus der Substanz der Eizelle in die der Follikelepithelzellen hinüberreichen.

Welchen Aggregatzustand die übrige homogene Masse der Zona zwischen diesen Fäden im Leben hat, ist natürlich an Reagentienpräparaten nicht zu entscheiden; schon nach dem Verhalten der Zona am frischen Ei möchte ich aber nicht annehmen, dass diese Masse eine wirkliche Flüssigkeit sei, sondern ihr einen höheren Consistenzgrad zuschreiben.

Man sieht zuweilen in der Mitte der Dicke der Zona oder etwas mehr nach aussen einen verwaschenen Streif, der die Membran in zwei Schichten zu theilen scheint. Ich muss ihn aber für ein blosses optisches Phänomen erklären, das durch Reflex bedingt wird; denn man sieht diesen Streif nur am ganzen Ei oder an dickeren Schnitten; an solchen dagegen, die 15 μ oder darunter in der Dicke messen, ist keine Spur davon zu finden, weder bei älteren noch bei jüngeren Eiern. Ausserdem zeigen die Fäden in der Zona, in solchen Fällen, wo der Streif sichtbar ist, in seinem Bereich nicht die geringste Verdickung, Verdünnung oder sonstige Formänderung.

Ich habe bisher von anderen Säugethierovarien, als dem des Kaninchens und der Maus, noch keine Osmiumschnitte gemacht. Da ich aber an Chromkali- und Alkoholschnitten von Katzen- und Hundeovarien die Radiärstreifung der Zona sogar viel deutlicher

sehe, als an Präparaten mit den gleichen Reagentien vom Kaninchen, so bezweifle ich schon im Voraus nicht, dass die Osmiumsäure auch bei anderen Säugethieren in der Zona das Gleiche zeigen wird, was die Figur 17 wiedergiebt. Bei der Maus allerdings ist die Zona so dünn und zugleich an Osmiumpräparaten so stark lichtbrechend, dass ich die Streifung hier überhaupt noch nicht erkenne.

Von den zahlreichen Angaben über die Streifung der Zona [1]) erwähne ich hier die von LEYDIG (65, S. 511), wonach an isolirten Eiern vom Maulwurf, bei Aufquellung der Zona durch Wasserzusatz, die Streifen derselben auseinander rücken und Schlängelungen zeigen; sowie die von QUINCKE (74, S. 485), welcher am Kuhei die Streifen geradlinig oder (wie ich) leicht geschlängelt fand, zuweilen in der Mitte mit einer punktförmigen Anschwellung. Letztere finde ich beim Kaninchenei nicht. PFLÜGER (71, S. 82) führt die Streifung der Zona auf Fortsätze der Granulosazellen zurück: „sie bestände aus dichtgedrängten Stäbchen, die als abgeschnürte Enden cylindrischer Fortsätze von Granulosazellen aufzufassen wären."

An Schnitten von Chromkalipräparaten sieht man die Radiärstrichelung der Zona stets recht gut, wenn man nur in Wasser, nicht in Glycerin oder Balsam untersucht, welche die Streifen durch die Aufhellung verschwinden lassen. Doch ist das Bild auch in Wasser viel unklarer, wie an Osmiumpräparaten, so dass ich glaube, das Chromsalz bringt doch eine Veränderung in der Zona hervor.

Noch mehr geschieht dies jedenfalls durch Chromsäure und Pikrinsäure, die sich also auch hierin speciell für das Säugethierei nicht günstig erweisen, so sehr sie es anderswo sind. Am Kaninchenei lassen sie die Zona homogen und zusammengeschrumpft erscheinen; dass dies ein Kunstprodukt im üblen Sinne ist, kann Niemand bezweifeln, der ein frisches überlebendes Ei vergleicht.

Wenn die Streifen der Zona, wie es mir nach meinen Osmiumpräparaten am wahrscheinlichsten aussieht, Intercellularbrücken zwischen Ei und Follikelepithelzellen darstellen, so läge die Wahrheit in der Mitte zwischen den bisherigen zwei Hauptansichten: „Stäbchen" oder „Porencanäle." Es wären Protoplasmaverbindungen der Eizelle mit ihren Nachbarzellen, in die Räume zwischen diesen Brücken würde sich die allmählich fester werdende hyaline Zwischenmasse der Zona ablagern; die Brücken könnten die hauptsächlichen

1) Eine Zusammenstellung derselben findet man bei SCHULIN, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX, H. 3, S. 485 ff. Ich berücksichtige hier nur einige davon, die mit dem, was ich eben beschrieb, näher in Berührung kommen. Auch liegt es mir hier nicht ob, auf die ganze sonstige Literatur der Eimembranen überhaupt einzugehen.



Wege abgeben, auf denen Ernährungsmaterial in das Ei dringt, natürlich wäre daneben Transsudation flüssiger Stoffe durch die Zona in toto nicht ausgeschlossen.

Von dieser Abschweifung über den Bau der Zona zurückkehrend, habe ich nun noch zu den Angaben meiner beiden vorher citirten Vorgänger, Schäfer und van Beneden, Stellung zu suchen. Es besteht hier nach der oben angezogenen Stelle Schäfer's kein Zweifel, dass er an Pikrinpräparaten dieselben Structuren des Eikörpers vor sich gehabt hat, die ich beschreibe, wenn ich sie auch an eigenen und an Schäfer's [1]) Pikrinschnitten in etwas abweichender, mehr verschrumpfter Form sehe, als am frischen, Osmium- und Chromkalipräparat. Ich muss nur bezüglich Schäfer's Aussage, „es habe ihm am reifenden Ei zuweilen geschienen, dass die Dotterkörner in Zügen, mit hellen Zwischenräumen angeordnet seien", feststellen, dass diese Wahrnehmung keineswegs schwierig und dubiös ist, sondern dass das hier Beschriebene am frischen Kaninchenei, wie auch an Osmium- und Chromkalipräparaten, mit einem guten System auf das Leichteste sich sehen lässt. Dies habe ich auch hervorzuheben gegenüber van Beneden's Ausspruch, „dass am lebenden Ei keine Spur von der Structur in der couche intermédiaire zu sehen sei." Vielleicht ist es damit beim Ei der Fledermäuse anders, wie bei dem des Kaninchens. Auch die sonstigen Differenzen in van Beneden's und meinen Befunden mögen auf Verschiedenheiten der Objecte beruhen. Während er die Rindenschicht des Eikörpers als frei von Dotterkörnern beschreibt, finde ich sie im Kaninchenei stets mit solchen durchlagert (vergl. Fig. 15, 17 hier); auch schon in jüngeren Eiern, bei denen die Masse der Zellsubstanz noch nicht mehr ausmacht, wie die des Kerns, ist es ebenso. Ferner kann ich beim Kaninchen eine deutliche „masse centrale", die van Benedfn's Beschreibung entspräche, nicht constatiren. Vielleicht wird diese masse centrale beim Kaninchenei durch solche Fälle repräsentirt, wie ich sie oben beschrieb, in denen bei mittelreifen Eiern an der einen Seite des Kerns (und dann nach dem Centrum des Eies zu) die Fadenstränge sehr locker sind und grosse Zwischenräume lassen. Solche Fälle sind aber, wie ich erwähnt habe, beim Kaninchenei nicht die Regel. Eine Verschiedenheit in diesem Punkt bei den Eiern verschiedener Thiere wird auch durch das Verhalten des Katzeneies bewährt. Pflüger (71, S. 78 ff.) hat bereits beschrieben, dass hier eine centrale helle Masse vorhanden ist, die er beim reiferen Ei ohne Dotterkörner darstellt [2]). Ich finde an

1) Ich verdanke Schäfer's Freundlichkeit einige schöne Ovarienschnitte von Pikrinobjecten.

2) Vergl. Pflüger's Fig. 7 Taf. V.

gut conservirtem Alkoholmaterial von der Katze bei mittelreifen Eiern, ganz der Beschreibung PFLÜGER's entsprechend, eine dicht von Dotterkörnern durchsetzte Rindenschicht des Eies und eine helle, an den Kern stossende Centralmasse, in der sich nur sehr wenige zarte, körnerhaltige Fadenstränge zeigen. Wenn diese Masse der körnerlosen masse médullaire VAN BENEDEN's entspricht, so würde eine besondere couche corticale, mit kleineren Dotterkörnern oder ohne solche, hier fehlen.

Ich notire diese Abweichungen hier wesentlich nur, um einen Hinweis für weitere Forschungen zu geben und um zu zeigen, dass ich keineswegs Alles nach einem Object beurtheilen will.

Ueber eigentliche Bauverhältnisse der Zellsubstanz bei den Eiern anderer Thierformen sind mir, was holoblastische Eier angeht, keine bestimmten Angaben bekannt, obwohl mir solche gern entgangen sein können. Im Nahrungsdotter von Reptilieneiern sind früher von EIMER (96) Structuren beschrieben worden, die sich vielleicht mit dem oben Beschriebenen in Beziehung bringen lassen, da ja auch der Nahrungsdotter nicht als ein Nebendepot, sondern aus der Substanz der Primordialeizelle heraus entsteht und also Theile ihrer Substanz in sich behält.

Bis es möglich sein wird, Eier von Repräsentanten aller Thiertypen in geeigneter Weise zu vergleichen, habe ich mich darauf beschränkt, vor Allem zu untersuchen, ob sich überhaupt bei Wirbellosen Verhältnisse finden lassen, die dem Fadenwerk im Säugethierei homolog zu nennen sind. Dies schien mir zunächst das Wichtigste, weil gerade die Eier von Echinodermen, Mollusken, Würmern und Coelenteraten, die ja so vielfach untersucht sind, allgemein beschrieben zu werden pflegen, als bestände ihr Protoplasma aus einer homogenen, zähweichen oder zähflüssigen Masse mit eingelagerten Dotterkörnern. An den reiferen und ganz reifen Eiern, wo die Körnermenge sehr gross ist, lässt sich deswegen überhaupt nicht mehr entscheiden, ob es sonst noch eine Structur giebt. Ich habe mich daher an jüngere Eier, zunächst von Echinodermen gehalten. Am ganz frischen Präparat im Eierstocksaft sieht die Zellsubstanz bei solchen nicht ganz homogen aus, sondern zeigt eine blasse Zeichnung in einer Art, dass sie wohl einer Fadenstructur entsprechen könnte, die Bilder sind aber zu zart, um ganz demonstrativ zu sein. An Chromsäurepräparaten dagegen[1]) sieht man eine deutliche fädige Strichelung in der Eisubstanz (Fig. 18);

1) Theils dünne Schnitte aus den Ovarien von Toxopneustes, die frisch in $^1/_6$ p. c. Chromsäure gelegt und nachgehärtet waren; theils Eier, die aus den angeschnittenen lebenden Ovarien in die gleiche Lösung oder Pikrinsäure geschüttelt waren.

an der Peripherie ist sie von solcher Richtung, dass darin offenbar die spätere, deutlich radiäre Structur der reifen Eizelle [1]) angedeutet liegt.

Die Fädchen erscheinen grösstentheils wie aus Körnerreihen zusammengesetzt, und sind auf kürzere Strecken verfolgbar; ob irgend ein netzförmiger Zusammenhang unter ihnen besteht, bleibt durchaus unentscheidbar; sie liegen hier bedeutend dichter gedrängt, als die Fadenstränge im Säugethierei.

Indessen liegt die Vermuthung doch wohl am nächsten, dass hier wie dort ein präformirter Fadenbau der Zellsubstanz besteht. — Am reiferen Ei der Echinodermen und so an vielen anderen hindern die an Grösse zunehmenden Dotterkörner die Wahrnehmung dieser Structuren zu sehr.

Bei mittelreifen Eiern von Anodonta habe ich (23) schon vor langer Zeit eine differente Anordnung der Zellsubstanz in der Art gefunden und beschrieben, dass zwischen einer Innenmasse und einer Aussenschale, welche beide von dichterem Gefüge sind, eine hellere Partie liegt, die aus netzförmigen Zügen oder besser Fachwerken besteht, mit eingeschalteter blasser Substanz (23, S. 16, Fig. 6 Taf. I), also ähnlich, wie van Beneden es später an Reagentienpräparaten von Säugethiereiern fand (s. oben). Am ganz frischen Anodontenei war mir damals aber solche Structur nicht deutlich, ich sah sie erst an Wasser- oder Osmiumpräparaten, und habe es deshalb offen gelassen, ob sie in dieser Form nicht ein Artefact sein möchte, wies aber darauf hin, dass ihr constantes Auftreten bei bestimmter Behandlung schon an sich auf einen präformirten differenten Bau des Eies schliessen lässt, wie sich ein solcher dann an den reifen Eiern noch zu etwas anderer Form herausbildet (vergl. 23, S. 15—16). — Ich vermuthe, dass es mit den heutigen Linsen und der verbesserten Beleuchtung gelingen wird, auch am frischen unveränderten Najadenei über die betreffende Structur ins Klare zu kommen, es fehlte mir aber hier bisher an Material dazu.

---

1) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. S. 11. Ich habe hier ein Versäumniss nachzuholen: Am eben citirten Ort hatte ich nur den früheren Befund Kupffer's vom Ascidienei citirt und übersehen, dass E. van Beneden (8) auch beim Ei von Asteracanthion bereits 1876 eine radiäre Streifung der Peripherie erwähnt hat, die bis etwa auf $^1/_3$ des Eiradius hineinreicht. Aus dem letzteren Grunde, und weil die periphere, deutlich radiäre Schicht hier ebenso gut Dotterkörner führt, wie das Centrum, kann man aber wohl schwer daran denken, diese Structuren von Eiern mit den gestrichelten „Hautschichten" bei Spirogyra, Vaucheria u. a. pflanzlichen Objecten zu vergleichen, wie dies Strasburger versucht hat (87, S. 403—404).

FÜNFTES CAPITEL.

Spinalganglienzellen.

Die Spinalganglienzellen der Säugethiere (Hund, Katze, Rind, Kaninchen, Meerschwein) habe ich soeben an anderem Orte (31) näher als ein Beispiel deutlicher Fädenstructur der Zellsubstanz beschrieben. Ich gebe hier zur Veranschaulichung nur eine der dortigen Figuren (Taf. IIb, Fig. 25), welche zeigt, dass das bekannte, verwaschen granulirte Ansehen der Zellsubstanz frischer Zellen aus Spinalganglien (ebenso sympathischen) sich nach Fixirung durch Reagentien und Färbung[1]), und mit besten optischen Mitteln, als Ausdruck eines Fadenwerks im Zellkörper ergiebt, das in ziemlich gleicher Vertheilung dickere Knötchen oder Körner enthält; die letzteren sind verschieden gross, aber in je einer Zelle unter einander von etwa gleichen Grössen; das Gleiche gilt auch für die Dicke der Fäden. Diese sind in Hämatoxylin und Anilin- oder Azofarbstoffen erheblich tingirbar, aber nicht so stark wie die geformte Substanz des Kerns, und zeigen mit diesem letzteren keinen nachweisbaren morphologischen Zusammenhang. — Für die Belege, dass diese Verhältnisse als dem Naturzustand entsprechend betrachtet werden können, darf ich auf den genannten Ort verweisen.

SECHSTES CAPITEL.

Drüsenzellen verschiedener Arten.

Die Angaben über besondere Bauverhältnisse von Drüsenzellen, die wir hauptsächlich den Arbeiten Heidenhain's verdanken, sind mit den von ihm benutzten, wie auch mit manchen anderen Behandlungen leicht zu bestätigen. Von dem Stäbchenbau

1) Fixirung mit Chromsäure von $^1/_3$—$^1/_6$ p. c., oder Pikrinsäure, oder Alkohol. Osmiumsäure zeigt Aehnliches, aber weniger klar. Dünne Schnitte durch die gehärteten Ganglien, welche womöglich die einzelne Zelle in mehrere Scheiben zerlegt haben sollen, sind nöthig oder doch für das Erkennen günstig. Färbung derselben am besten in guten, stark tingirenden Hämatoxylinlösungen, in grosser Verdünnung, mindestens einige Stunden lang; Aufhellung mit Balsam oder Damarlack.

der Epithelzellen in den gewundenen Nierencanälen [1]) und von der ähnlichen, aber feineren Streifung der Aussenschicht bei den Zellen des Pankreas [2]) werden sich gewiss Alle, die diese Dinge geprüft haben, gleich mir selbst überzeugt haben, ebenso wie von den Veränderungen, welche nach HEIDENHAIN's Entdeckungen die Secretionsthätigkeit an diesen Structuren mit sich bringt.

Wenn auch bei allen Wirbelthierdrüsen die Verhältnisse so liegen, dass die Beobachtung der noch lebendigen Zelle unmöglich ist, und die der überlebend isolirten Zelle nichts ganz Sicheres erkennen lässt, so sind die Wirkungen der Reagentien doch so übereinstimmend und schlagend, dass an der Präformation dieser Structuren füglich kein Zweifel bestehen kann.

Es lässt sich aber in den Zellen der Speicheldrüsen und des Pankreas mit den heutigen Mitteln noch mehr Structur sehen, als es HEIDENHAIN schon ermitteln konnte. In den Zellen der mucösen Speicheldrüsen, den hellen sowohl als den Halbmondzellen, hat bereits früher KLEIN (54) eine reticulirte Structur beschrieben und sie in seinen letzten Arbeiten auch für die Parotis, die serösen Speicheldrüsen der Nagethiere und für das Pankreas behauptet (55, 56). Ich kann sie nach Alkoholpräparaten von Carnivoren vollkommen bestätigen, nur auch hier mit dem Vorbehalt, dass ich die Fäden zu dicht und fein finde, um auch mit ZEISS $^1/_{18}$ zu behaupten, dass wirklich ein Netzwerk mit so dichten und so gleichen Maschen und geraden Bälkchen vorläge, wie es KLEIN gezeichnet hat.

An Alkoholschnitten von der Parotis der Katze [3]) sehe ich durch die ganze Zelle hindurch dieselbe fädige Structur. Wo man mit schwächeren Systemen an dünnen Schnittstellen oder Rissrändern ganz sicher glauben möchte, Körner in der Zellsubstanz zu sehen, zeigen Präparate der unten genannten Art mit SEIBERT $^1/_{16}$ oder ZEISS $^1/_{18}$ und dem Beleuchtungsapparat ganz klar, dass die ganze anscheinende „Körnigkeit" der Parotiszellen nichts Anderes ist, als der Ausdruck von optischen Schnitten und Reflexen eines dichten Fadenwerkes. Ich stehe nicht an, das Gleiche für alle serösen Drüsen mit sogenannten „körnigen Secretionszellen" anzunehmen, nachdem ich auch das Pankreas geprüft und hier das Gleiche noch deutlicher wie an der Parotis gefunden habe.

---

1) HEIDENHAIN, 46.

2) Derselbe. 47.

3) Einlegung der auch warmen, rasch zerschnittenen Drüse in Alkohol absolutus. Färbung, um das Beschriebene klar zu sehen, am besten mit Hämatoxylin, leidlich genügt auch Pikrocarmin, Aufhellung in Lack zu empfehlen. Farbenbild des Bel. App. zu benutzen.

Wie aus Heidenhain's Arbeit (47) bekannt ist, lässt sich in den Pankreaszellen deutlich eine stark lichtbrechende Aussenschicht (Randzone) von einer körnig erscheinenden, grösseren Innenschicht unterscheiden, wodurch der gesammte Alveolenquerschnitt des Pankreas seinen bekannten Charakter erhält: glänzende Randschicht, körniges Innere. Die anscheinenden Körnchen dieser Innenschicht ergeben sich bei Behandlung, wie sie in der Anmerkung für die Parotis angegeben ist, wiederum als Ausdruck von Fadenwerken (vergl. Fig. 12 Taf. I), hier etwas lockerer wie bei der Parotis.

Die Fadenzüge liegen jedoch immer noch recht eng, sie füllen nahezu ebenso viel Raum, als zwischen ihnen übrig bleibt. In den meisten Zellen ist ihre Anordnung gleichmässig; hie und da zeigt sich einmal eine locale Verdichtung, von der man nicht sagen kann, ob sie vielleicht erst durch die Reagentienwirkung entstanden ist. — Bei der Dichtigkeit der Structur bekomme ich hier auch mit homogener Immersion und Abbe'scher Beleuchtung, nur bei sehr hellem Licht den vollen Eindruck, dass man auch hier nicht behaupten kann, es läge ein „Netzwerk" vor. Den letzteren Anschein bekommt man schon mit denselben Linsen bei schlechterem Licht, oder auch mit gleich stark vergrössernden, aber weniger guten Linsen; in diesem Fall sieht die Zeichnung des Zellkörpers in der That gleichmässig reticulirt aus, weil bei solchen undeutlicheren Bildern alle solche Stellen, wo zwei oder mehr Fäden an einander vorbeilaufen, als Knotenpunkte erscheinen müssen. Indessen es bleibt hier wie überall auch möglich, dass solche Knotenpunkte existiren und also ein wirklicher Netzbau vorliegt; nur würde derselbe dann nicht so gleichmässig kleinmaschig sein und mit geraden Balken, wie ihn die sämmtlichen Zeichnungen von Klein bei anderen Objecten darstellen; sondern, um es in anderer Weise auszudrücken, es müsste dann eine geringere Anzahl von Knotenpunkten und längere freie Verlaufsstrecken von Fäden geben, als er darstellt.

Ich lasse es einstweilen dahinstehen, in wie fern die parallelen Fäden, die Heidenhain (a. a. O.) durch Behandlung mit 5 p. c. neutr. chromsauren Ammoniak an der Innenschicht der Pankreaszellen dargestellt hat, als Veränderungen dieses Fadenwerks aufgefasst werden können. Die Chromsalze sind mir nach den Erfahrungen, die ich über sie am Zellkern gemacht habe (25), zu unheimlich geworden, als dass ich aus ihren Wirkungen sichere Schlüsse ohne Weiteres ziehen möchte. [1])

---

1) Womit ich übrigens keinen Zweifel gegen die Stäbchenstructur der Epithelien in den gewundenen Nierencanälen aussprechen will, die ja auch mit einfach chromsaurem Ammoniak besonders gut zu zeigen ist (Heidenhain).

Die Parallelstreifung der glänzenden Aussenschicht der Zellen, welche nach HEIDENHAIN's Entdeckung am frischen Object und an Osmiumpräparaten erkennbar ist, bleibt nicht so am Alkoholpräparat; die Aussenschicht erscheint hier, wie derselbe auch schon angiebt, homogen, und nach Tinction dunkel imbibirt. Ich kann an solchen Objecten auch mit ZEISS 1/18 nichts von Streifung mehr daran erkennen, — womit natürlich keine Anfechtung derselben als natürliche Structur bedingt wird. In meiner Fig. 12 ist die Aussenschicht so gleichmässig dunkel dargestellt, wie sie an Hämatoxylinpräparaten aussieht.

Für's Erste habe ich noch eine Drüsenzellenart von Wirbellosen herangezogen, die Speicheldrüsen der Chironomuslarve[1]), deren Zellkerne durch die schöne Entdeckung BALBIANI's[2]) neuerdings bekannt geworden sind. Untersucht man die frisch herausgeholte Drüse mit Zusatz von schwacher Ameisensäure oder Essigsäure, oder einem sehr verdünnten Gemisch dieser Säuren mit Osmiumsäure, so tritt sehr deutlich die Structur der Zellen hervor, die ich in Fig. 14 Taf. I zeige; man sieht keinen recht deutlichen Fadenbau, sondern eine sehr dichte Durchsetzung des Zellkörpers mit Körnchen von unregelmässiger, meist länglicher Form; aber diese Körner sind in Linien gereiht, welche in den Mittelpartien der Zellen im Ganzen senkrecht gegen die Aussenfläche der Zelle geordnet sind, so dass diese bei schwächerer Vergrösserung ein längsgestreiftes Ansehen bekommt, bei manchen Exemplaren noch stärker, wie in dem gezeichneten Falle. Bei gutem Licht sieht man bald hier, bald dort, dass diese Körnchen nicht blos zusammengereiht, sondern wirklich durch dünnere Stränge mit einander zu Zügen verbunden sind; es kann demnach auch hier von einem Fadenbau gesprochen werden, etwa wie der in den Ganglienzellen (Fig. 25 Taf. IIb), nur dass die knötchentragenden Fadenzüge hier nicht wie dort in allen Richtungen durcheinander laufen, sondern vorwiegend nach einer gestreckt liegen.

Mit Färbung und Aufhellung habe ich an diesem Object noch keinen hinreichenden Erfolg gehabt. — Der Kern der Drüsenzelle zeigt deutlich die von BALBIANI beschriebene, eigenthümliche Form der chromatischen Substanz; sie ist ein aufgerollter, quergeschichteter Faden. (Näheres im zweiten Abschnitt).

1) Species nicht ermittelt. Farbe der Larve weiss.

2) Zoologischer Anzeiger, 1881, Nr. 99 und 100.

SIEBENTES CAPITEL.

Epithelzellen der Schwanzflosse und der Kiemen von Salamanderlarven.

Von diesen Zellen habe ich schon früher[1]) berichtet, dass man im lebendigen Zustand in ihrem Körper sehr wenig von Structur sehen kann. Am citirten Orte sagte ich sogar „gar nichts"[2]), und dies entsprach meinen damaligen Mitteln; denn mit einer sehr guten Immersion Nr. 9 von Hartnack, aber ohne Abbe'sche Beleuchtung, vermag ich auch jetzt nichts Deutliches, ausser dem Kern, in der lebenden Substanz dieser Zellen zu finden. Mit Hülfe solcher Beleuchtung aber und mit Oelimmersionen sehe ich, wenn ich mit der Einstellung in der Gegend des Kernes bin, in der Zellsubstanz (Fig. 19 Taf. IIb bei *zz*) eine sehr blasse, verwaschen scheckige Zeichnung, die ich nach Analogie der andern Zellenarten auf ein Fadenwerk beziehen möchte. Bei den sehr dünnen und zarten Epithelien der Kiemenblätter ist auch dies nicht zu erkennen. Essigsäure, Chrom- und Pikrinsäure, Alkohol geben den Zellkörpern eine schärfere, halb körnig, halb fädig erscheinende Zeichnung, die aber zu dicht ist, um Fäden einzeln darin verfolgen zu lassen.

Mit solchen Structuren der Zellsubstanz selbst dürfen hier keineswegs die Intercellularstructuren verwechselt werden, wovor ich schon a. a. O. besonders gewarnt hatte (S. 242 ff.). Die Intercellularstructuren, deren Flächenbild man natürlich erst mit der Einstellung erreicht, wenn man Kern und Zellkörper passirt hat, geben so sehr scharfe und zierliche Bilder (s. Textfigur B, unten in Capitel 11 und Fig. 19 Taf. IIb, *i*). Bei einer sehr hohen Einstellung, welche den Cuticularsaum des Epithels trifft, sieht man dagegen dessen Stäbchenstructur als eine anscheinend gleichmässig gekörnte Zeichnung (27, Fig. 5a Taf. XV, etwas ungleichmässig ausgefallen und Fig. 19 Taf. IIb hier).

Frommann (42, S. 2) hat seit meiner citirten Beschreibung angegeben, dass in den Epidermiszellen der Froschlarve sehr feinfadige und engmaschige Netze deutlich zu sehen seien, „die ein äusserst zierliches Gitter mit runden oder ovalen Maschen bilden." Ich konnte die Angabe seitdem noch nicht controliren, da ich unglücklicherweise in diesem und dem vorigen Jahr gerade keine Larven von Rana hier erhielt; muss aber vorläufig daran denken,

---

1) **27**, S. 341 ff.: „Einiges über Structuren der Zellsubstanz."

2) Daselbst, S. 342.

dass FROMMANN hier die Intercellularstructuren, nicht aber Zellstructuren vor sich gehabt hat, denn seine Beschreibung passt, nach der Salamanderlarve beurtheilt, ziemlich auf die ersteren. Sehr bedenklich ist mir ferner FROMMANN's Ausspruch a. a. O., „dass bei jüngeren Froschlarven in den meisten Epidermiszellen ein Kern fehle und nur 1—2 Kernkörperchen vorhanden seien.“ Ich empfehle Zusatz von etwas Essigsäure. Ich habe niemals bei sehr vielfacher Untersuchung, bei Batrachiern wie bei Urodelen, an den Larvenepithelzellen Kerne vermisst; sie sind aber z. B. an manchen Gegenden bei Salamandern (Kiemenblätter) zu blass, um lebend gesehen zu werden, treten jedoch auf Säurezusatz momentan hervor. Darauf hatte ich schon lange vor FROMMANN's Mittheilung aufmerksam gemacht. [1])

Das Fehlen von Kernen wird von FROMMANN an anderem Ort (40) auch für einen Theil der Flimmerzellen der Rachenschleimhaut des Frosches, sowie für einen Theil der farblosen Blutzellen des Krebses behauptet. Ich kann dies ebenso wenig bestätigen, für Weiteres darüber verweise ich auf den Abschnitt Kern.

ACHTES CAPITEL.

Bindegewebszellen.

An den lebendigen verästelten Bindesubstanzzellen der Salamanderlarve, an dünnen und hellen Orten der Schwanzflosse, am besten aber am ganz frisch aufgelegten Kiemenblatt sehe ich mit Oelimmersion und geeigneter Beleuchtung das Bild der Zellsubstanz, wie es Fig. 4 Taf. I darzustellen sucht, einen Fadenbau. Es ist offenbar das Gleiche, nur schärfer, was ich mit weniger zureichenden optischen Mitteln früher (27) bezeichnet habe als „eine feine verwaschene Granulirung.“ Sehr scharf kann ich das Bild aber auch so, wie ich es jetzt sehe, nicht nennen, die gezeichnete Figur hat der Deutlichkeit zu Liebe etwas verschärft aufgetragen werden müssen; eine weitere Verfolgung einzelner Fäden oder gar die Entscheidung, dass das Ganze ein zusammenhängendes Netzwerk sei, muss ich unmöglich finden und kann deshalb nicht ganz verstehen, wie FROMMANN, der inzwischen die noch viel kleineren Bindegewebs-

1) **24**, 1877, S. 355; **27**, 1878, S. 313—314. Vergl. auch **30**, S. 362.

zellen von Froschlarven auf derartige Structuren geprüft hat, dieselben dort „deutlich netzförmig" nennt und in diesen Netzen noch einzelne derbere Fäden von feineren unterscheidet (42, S. 4).

NEUNTES CAPITEL.

Leukocyten.

Es ist kaum werth, aus dem, was ich an Leukocyten von Structuren der Zellsubstanz selbst bisher habe ausmachen können, ein eigenes Capitel zu machen. Bei lebenden Wanderzellen der Salamanderlarve im Gewebe, farblosen Blutzellen in ihren Gefässen, und eben solchen im Blutpräparat von erwachsenen Salamandern, Tritonen und Fröschen, wo solche Zellen günstig und etwas flach ausgebreitet liegen, kann ich in ihrer Zellsubstanz mit meinen besten Linsen eine sehr zarte verwaschene Zeichnung sehen, meist noch blasser, wie bei den Bindesubstanzzellen (s. o. Fig. 4 Taf. I). Ich habe sie (in Fig. 24 a Taf. II b) lieber gar nicht ausdrücken wollen, weil sie dann in der Lithographie jedenfalls in recht unwahrer Schärfe herausgekommen wäre. Hätte ich keine anderweite Analogie, so würde ich nicht zu glauben wagen, dass diese Zeichnung einem Fadenbau entspricht; denn so, wie ich sie sehe, könnte sie ebenso der Ausdruck eines zarten, „feinkörnigen" Baues sein, den man ja vielfach den farblosen Blutzellen zugeschrieben hat. Unter Vergleich der übrigen Zellenarten aber muss ich einen Fadenbau auch hier, also bei stark mobiler Zellsubstanz, wahrscheinlicher finden.

Dies um so mehr, als bei vielen Formen der Blutzellen des Flusskrebses ein Fadenbau in der Zellsubstanz äusserst deutlich hervortritt. Hinsichtlich dieser Zellen kann ich nur auf die Beschreibungen verweisen, die HEITZMANN (49) und besonders genau FROMMANN (40) davon gegeben haben; nur muss ich auch hier wiederum sagen, dass die Behauptung, es läge hier ein continuirliches, überall in sich zurücklaufendes „Netzwerk" vor, mir über das hinauszugehen scheint, was sich auch beim besten Licht und mit besten Linsen feststellen lässt; obwohl ich auch hier die Möglichkeit, dass es so sein kann, nicht anfechte.

Auf für die Veränderungserscheinungen, die in den Zellen im entnommenen Krebsblut an dem Fadenwerk vor sich gehen, habe ich auf HEITZMANN und FROMMANN a. a. O. zu verweisen. Mit dem

letzteren Autor muss ich sagen, dass hier der rein physiologische Charakter dieser Veränderungserscheinungen nicht erwiesen scheint; obwohl die Zelle während derselben die Form wechselt und also „lebt", so lässt sich doch nicht beweisen, dass dieselben im Körperblut ebenso, wie im entnommenen Blutpräparat vor sich gehen.

Im Bindegewebe der Salamanderlarven und Anurenlarven (auch bei erwachsenen Thieren) kommen reichliche, langsam kriechende Zellen vor, die mit feinen Pigmentkörnchen mehr oder weniger durchsetzt sind. Ich habe versucht, an solchen Zellen mit langsamer Formänderung, bei directer längerer Beobachtung im Leben, aus den Bewegungen der Pigmentkörnchen einen Anhalt darüber zu gewinnen, ob diese in den Fadensträngen oder daneben liegen, und sich etwa nur in ihnen verschieben. Ein solcher Anhalt ergab sich nicht. Die fragliche Fadenzeichnung ist hier zu blass, um neben dem Pigment noch wahrgenommen zu werden, und die Bewegungen der Pigmentkörnchen, die man mit SEIBERT's $^1/_{12}$ schon ganz gut durch rasches Zeichnen verfolgen kann, lassen sich nicht in der Art an bestimmte, länger eingehaltene Bahnen gebunden finden, dass etwa der Vergleich mit Körnchenströmungen in Pflanzenzellen zulässig schiene.

Bei Kriechzellen von Wirbelthieren mit sehr rascher Bewegung ist dies noch weniger der Fall, die Körnchen (Pigment u. A.) wimmeln zu sehr durcheinander. Solche rasch kriechende Zellen kommen, wie ich früher erwähnt habe [1]), unter den Leukocyten der Fische vor; sie bewegen sich so schnell, wie die lebhaftesten Süsswasseramoeben.

Ich habe bisher vergeblich versucht, an den hyalin erscheinenden Säumen und Protoplasmalappen des Umfanges kriechender Leukocyten etwas zu sehen, was an die Strichelungen der Plasmodiensäume bei Myxomyceten [2]) anzuknüpfen wäre; die Verhältnisse sind zu blass und zart, gewiss aber lässt sich nicht behaupten, dass Derartiges nicht existiren könnte, weil wir es nicht sehen. — Die Annahme, dass contractiles Protoplasma im Allgemeinen homogen sei, darf unbewiesen genannt werden; eine Krebsblutzelle liefert sogar in gewissem Sinne den Gegenbeweis, denn sie ändert ihre Totalform, und hat dabei in ihrem Leib deutliche Fadenstructuren.

---

1) Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII, S. 56 und ebenda Bd. XVI, S. 347.

2) Vergl. STRASBURGER, 87.

ZEHNTES CAPITEL.

Versuche über die Beschaffenheit der Interfilarmasse (Paraplasma).

KUPFFER (63) sagt über die Leberzelle: „Das Paraplasma ist, was kaum nöthig wäre zu erwähnen, keine wässerige Flüssigkeit. Ob und in welchem Sinne es sich der Consistenz nach von dem Protoplasma (Fäden) unterscheidet, ist schwer zu ermitteln. — Mit verdünnter wässeriger Jodlösung, verdünnter Carminlösung behandelt, nimmt es, wie das Protoplasma, eine gesättigtere Färbung an, als die der Lösung ist. An in Spiritus erhärteten Lebern färbt sich das Paraplasma zuweilen durch Jod intensiver, als das Protoplasma." — Weitere Versuche KUPFFER's ergaben an Leberzellen: Klarbleiben des Paraplasma in 10 p. c. Kochsalzlösung; Aufquellen und Auflösung in 0,1 p. c. Salzsäure; feinkörnige Trübung durch Essigsäure, die durch Auswaschen wieder ziemlich geklärt wird.

Es wird jedenfalls sehr wichtig sein, über Consistenz und Constitution, sowie über Verschiedenheit der Interfilarmasse bei verschiedenen Zellenarten Näheres zu erfahren. Ich habe bis jetzt nur wenige Streifzüge in dieser Richtung machen können, die aber mittheilenswerth scheinen; denn sie zeigen jedenfalls, dass solche Verschiedenheiten existiren.

Wie oben beschrieben, zeigt an Osmiumpräparaten von Leberzellen die Interfilarmasse eine gleichmässige, fein- und mattgranulirte Beschaffenheit (Fig. 6, 7 Taf. I) [1]), und offenbar feste Consistenz. Die letztere kann hier natürlich eine Gerinnung durch die Osmiumsäure sein. Dies wurde mir sowohl aus der Wirkung anderer Reagentien auf die Leberzelle (s. o.) wahrscheinlich, als auch daraus, dass bei Knorpelzellen die Osmiumsäure keine solche gleichmässige feine Körnung in der Interfilarmasse hervorruft, sondern nur verstreute blasse, körnige Beschläge auf den Fäden zeigt, welche ebenso wohl Gerinnsel, als auch unsichtbar präformirt gewesen sein können; der Hauptraum zwischen den Fäden bleibt aber bei den Knorpelzellen klar (Fig. 3). Bei Eizellen ist es wieder ähnlich wie bei Leberzellen; Osmiumsäure und ebenso Chromkali u. A., lassen hier die Interfilarsubstanz als eine offenbar feste, blass- und feingekörnte Masse erscheinen. [2])

1) Es muss aber bemerkt werden, dass dies recht deutlich erst hervortritt, wenn die Osmiumpräparate längere Zeit, mindestens einen halben Tag, am Licht nachgedunkelt sind.

2) In Fig. 15, 16 und 17 ist diese Granulirung zwischen den Fäden nicht mit gezeichnet; man denke sich den Raum zwischen den dunklen grobkörnigen

Nach meinen Erfahrungen über die lebende Knorpelzelle (27 und oben, zweites Capitel) lag mir nun die Annahme am nächsten, dass dieses feingranulirte Erscheinen der Interfilarmasse auf Gerinnung durch die Reagentien beruhe. Denn in der lebenden Knorpelzelle tanzen die feinen Fetttröpfchen, und BROWN'sche Molecularbewegung ist nur annehmbar in einer „tropfbaren" Flüssigkeit. Aber hierdurch ist noch nicht entschieden, ob die ganze Interfilarsubstanz flüssig ist. Es bleibt ja vollkommen möglich, dass sie eine weiche oder festweiche, lebend sehr blasse Masse ist, welche in sich noch Vacuolen mit wirklicher Flüssigkeit enthält; auch in diesen könnten die Körnchen tanzen.

Zur Entscheidung darüber sehe ich vor der Hand keinen Weg. Zunächst war nur durch die Knorpelzelle erwiesen, dass es Interfilarsubstanz giebt, welche wirkliche Flüssigkeit enthält, und es kam mir nun für's Erste darauf an, zu beurtheilen, ob das Gleiche auch bei anderen Zellen, Leberzellen, Eizellen u. s. w. der Fall sein kann, mit Rücksicht auf die Anschauung KUPFFER's, mit welcher dies Capitel eingeleitet ist.

Hierfür habe ich den Umweg über ein anderes Object genommen, die Pflanzenzellen. Es musste ja zunächst die Frage sein, ob der sehr fein granulirte Habitus, den das Paraplasma der Leberzelle und Eizelle durch Osmiumsäure erhält, Natur oder Gerinnung ist. Es lag deshalb nahe, zu untersuchen, wie sich Pflanzenzellen nach Osmiumwirkung verhalten. — Für gewöhnlich nimmt man an, dass in Pflanzenzellen, ausser den frisch sichtbaren Protoplasmasträngen, Fäden und Hautschichten, nur Zellsaft sei, und hält diesen für tropfbar flüssig. — Wenn ich einen Spirogyrafaden in 1 bis 2 p. c. Osmiumsäure lege und nach guter Bräunung untersuche, so finde ich an Stelle des hellen Zellsaftes der lebend beobachteten Zelle, zwischen den zarten Protoplasmasträngen, die das Innere durchsetzen, überall sehr dichte, graugefärbte, feinkörnige Netze oder Gerüste, wie Fig. A, o ein Stück davon bei starker Vergrösserung zeigt.

Sie sind so regelmässig disponirt, dass man auf den ersten Blick denken möchte, der Zellsaft der Pflanzen sei nicht eine Flüssigkeit, sondern besitze in sich noch eine derartige Structur, die nur im Leben zu blass sei, um gesehen zu werden.[2] Dies

---

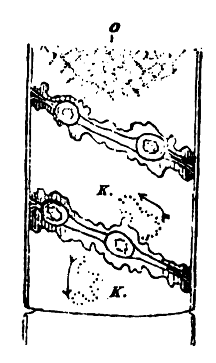
Fäden blass-, fein- und noch etwas dichter gekörnt, wie er in Fig. 7 ausgefüllt ist.

2) Ich bemerke noch besonders, dass an eine Verwechselung dieser Osmiumnetze mit den geformten Protoplasmasträngen der Pflanzenzelle nicht zu denken ist. Diese beschränken sich bei den untersuchten grosszelligen Spirogyren auf die feinen spärlichen Fäden, die vom Kern ausstrahlen, auf das Pro-

würde aber ein Irrthum sein. Es ist mir zwar nicht bekannt, ob von botanischer Seite die Frage schon angegriffen und beantwortet ist, ob der sogenannte Zellsaft durchweg flüssig ist, oder noch sehr zarte Structuren in sich enthalten könnte. Ich finde aber an dem vorliegenden Object, Spirogyra, den directen Beweis dafür, dass jene Osmiumnetze jedenfalls Gerinnungen sind, dass an der Stelle, wo sie erscheinen, im Leben tropfbares Fluidum war, und zwar in Folgendem:

In den lebenden Spirogyrazellen sieht man feine, stark lichtbrechende Körnchen in lebhafter Molecularbewegung. Wo sie tanzen, muss also Flüssigkeit sein. Ich habe nun vielfach ein solches Körnchen bei seinem Tanz verfolgt und die Wege aufgezeichnet, die es zurücklegte. In Figur A giebt die Pünktchenreihe bei K für einige Fälle diese Wege, bei etwas wechselnder Einstellung, an.

Fig. A.



Schematische Darstellung der Hälfte einer Zelle von Spirogyra. Zwei Spiralbänderwindungen sind angegeben. — Oben bei o: Darstellung der netzförmigen Gerinnungen, wie sie nach Osmiumbehandlung im Zellsaft auftreten. Unten geben die Punktreihen die Wege an, welche man die tanzenden Körnchen in der lebenden Zelle beschreiben sehen kann. Vergl. Text.

Man sieht, die Körnchen bewegen sich frei über Strecken hin, welche weit grösser sind, als die engen Maschen des Osmiumnetzes (oben in der Figur bei o, bei derselben Vergrösserung gezeichnet wie die ganze Zelle und die tanzenden Körnchen). Wäre das Osmiumnetz im Leben präformirt, so würde es diesen freien Tanz nicht gestatten, es muss also eine Gerinnung sein.[1]) Und da der Pflanzenzellsaft ja gerinnungsfähige Substanzen enthält, so ist das sehr gut begreiflich.

Diese Gerinnung wird aber keineswegs durch alle Reagentien zu Wege gebracht. Verdünnte Essigsäure, Jodlösung, chromsaures Kali, Chromsäure und Pikrinsäure bewirken sie bei Spirogyrazellen nicht, lassen vielmehr den Zellsaft hell und structurlos wie im Leben erscheinen.

---

toplasma der Chlorophyllbänder und auf sehr feine verästelte Stränge, die nahe den letzteren im Umfang der Zellhöhle gelagert sind und unter guten Linsen sehr zarte Körnchenströmung zeigen. Die Osmiumnetze aber sind bei jeder Einstellung gleichmässig dicht, überall im Innern der Zelle zu sehen und liegen da, wo im Leben Zellsaft war.

1) Osmiumsäure von 1 und 2 p. c. erhält übrigens auch die Protoplasmastränge und den Kern von Spirogyren u. a. pflanzlichen Zellen nicht so naturtreu, wie die anderen oben genannten Reagentien; namentlich sind die Kerne an den Osmiumpräparaten oft geschrumpft.

Hiernach muss doch wohl der Schluss sehr nahe liegen, dass die compacte feingranulirte Beschaffenheit, welche die Interfilarsubstanz an den Leberzellen, Eiern u. A. durch Osmiumpräparate bekommt, gleichfalls unnatürlich und eine Gerinnung ist, um so mehr, da andere Reagentien bei der Leberzelle nicht so wirken (s. oben).

Es bleibt aber dabei immer noch völlig möglich, dass diese Substanz nicht ganz und gar eine Flüssigkeit zu sein braucht, sondern eine weiche, aber geformte, von Vacuolen durchsetzte Masse sein kann; ferner bleibt es möglich, dass in dieser Beziehung die einen Zellenarten sich ganz anders verhalten, wie die anderen. Nach den wenigen vorhandenen Kenntnissen dürfen wir hierüber nicht generalisiren, und würde es durchaus unberechtigt sein, wenn man die Interfilarsubstanz oder das Paraplasma durchweg ohne Weiteres mit dem Zellsaft der Pflanzenzellen gleichbeschaffen und gleichwerthig setzen wollte.

Auch für die Zellen von Spirogyra beweist der angeführte Versuch offenbar noch nicht, dass die Substanz darin, welche Zellsaft heisst, durch und durch eine tropfbare Flüssigkeit sein müsste und nicht in sich noch zarte Structuren haben könnte. Er beweist nur, dass die beschriebenen Produkte der Osmiumsäure keine solche Structuren sind, und dass sich durch die anderen erwähnten Reagentien keine solche darstellen lassen.

ELFTES CAPITEL.

Bemerkungen über Intercellularbrücken und -Lücken.

Ich bringe diesen Gegenstand hauptsächlich deshalb kurz zur Besprechung, weil die betreffenden, von Zelle zu Zelle gehenden Fortsätze — ich schlage vor, der Kürze wegen Zellbrücken zu sagen — an geschichteten Epithelien leicht fälschlich mit Structuren in Zellen verwechselt werden können, wovon oben (s. bei Epithelzellen, siebentes Capitel) schon kurz die Rede war.

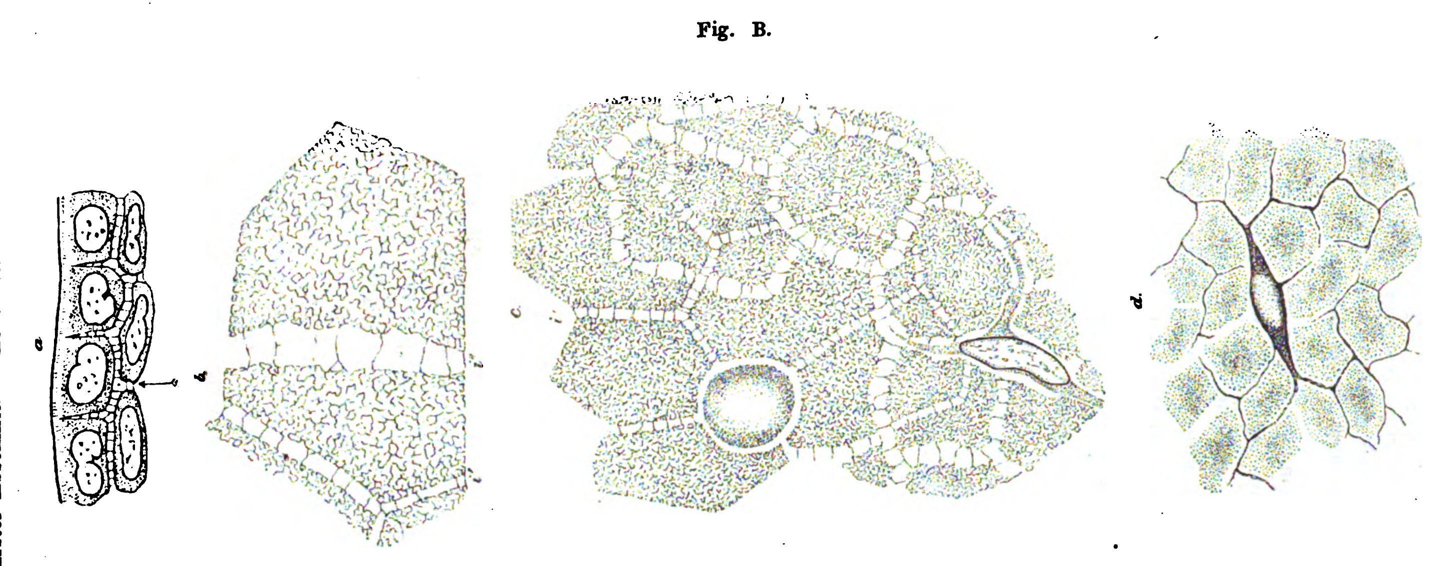
Dass die durch Max Schultze (84) und Andere bekannten „Stacheln und Riffe“ an den Oberflächen geschichteter Epithelzellen nicht aufzufassen sind als in einander festgefalzte Zähne und Kämme benachbarter Zellkörper, sondern als der Ausdruck von Lücken oder Spalten zwischen den Zellen und von Fortsätzen, die von

einer Zelle zur anderen durch diese Spalträume zusammenstossen, dies hat zuerst Bizzozero (11, 12) vertreten, zu derselben Einsicht ist später Ranvier (75, S. 262 ff.), sowie Axel Key und Retzius [1]) (52) in Bezug auf die Malpighi'sche Keimschicht des menschlichen Hautepithels gelangt, und letztere Forscher haben hier die Intercellularlücken auch durch Einstichinjection vom Unterhautzellgewebe aus gefüllt. Ich habe 1877 (27, S. 342) in dem Haut- und Kiemenplattenepithel der Salamanderlarve ein Object gefunden, an welchem diese Structuren gerade im lebenden Zustand sehr deutlich zu studiren sind, so dass hier aller Verdacht auf Schrumpfungserscheinungen fortfallen muss. (S. Fig. 5 Taf. XV, Fig. 11 Taf. XVI a. a. O.). Nähere Beschreibungen dieser Brücken und Lücken von der Larve und von erwachsenen Amphibien hat dann Pfitzner (69, 70) gegeben; W. Krause (60) hat sich dieser Auffassung der Stacheln und Riffe angeschlossen. Für das Vorkommen ähnlicher Intercellularlücken und -Brücken am Endothel der Membrana Descemetii verweise ich auf Preiss (72).

Weil meine Abbildungen a. a. O. nicht zahlreich und sehr einfach waren, und Pfitzner vom lebenden Gewebe keine solchen mitgetheilt hat, gebe ich hier in Fig. B (S. 54) einige, welche wenigstens einigermaassen das sehr zierliche Bild veranschaulichen können. Die oberste Figur (a) giebt einen schematisch gehaltenen, optischen Querschnitt des Schwanzflossenprofils von der lebenden Salamanderlarve. Fig. B, b u. c zeigen bei stärkerer Vergrösserung das Flächenbild der Intercellularbrücken vom Kiemenblatt, wo die Zellen viel grösser und flacher, die Zellbrücken zarter und die Lücken weiter sind, wie beim äusseren Hautepithel. Das Epithel liegt hier wie dort zweischichtig. Fig. b und c entsprechen der Einstellungsebene, welche zwischen die erste und zweite Zellenlage trifft (man denke sich diese Ebene in Fig. a) parallel der Oberfläche, durch den Punkt gelegt, auf welchen der Pfeil weist. Die Intercellularfortsätze gehen von der Innenfläche der äusseren Zellenschicht zur Aussenfläche der inneren theils als fadenförmige Stränge, die man also im optischen Querschnitt als Punkte sieht; theils aber und zwar grösstentheils als Lamellen von unregelmässiger Form, so dass die Gesammtheit dieser Brücken einigermaassen das Bild eines Gitterwerks vortäuscht. An den äusseren Hautepithelien sind die Zellbrücken dichter und erscheint deshalb das Gitter engmaschiger (vergl. 27, Fig. 5b Taf. XVI, und Fig. 19i Taf. IIb hier).

1) Ich bedaure, bei Abfassung meiner oben citirten Mittheilung diese letztere Angabe übersehen zu haben. S. Referat derselben in Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht 1876, sowie in: Biologische Untersuchungen, herausgegeben von G. Retzius, Jahrg. 1881, Vogel, Leipzig, S. 105.

Fig. B.



Nach dem Leben: a Darstellung der Intercellularlücken und -Brücken am Querschnitt des Hautepithels der Salamanderlarve.

b, c Flächenbilder derselben am Kiemenblatt. Die Felder in den beiden Figuren entsprechen nicht der Substanz der Zellen, sondern den zu je einer Zelle gehörigen Intercellularbrücken.

d Flächenbild des pigmentirten Hautepithels der Salamanderlarve; eine kriechende verästelte Zelle in den Intercellularlücken. Für Näheres vergleiche den nebenstehenden Text.

Die Lücken, welche die Ränder der platten Epithelzellen in der Richtung der Fläche von einander trennen, sind in der oberen Schicht schmaler und mehr geradlinig gerandet (c, bei i'), die der zweiten Schicht breiter und ungleichmässig erweitert und verengt (c, bei i''). Die Lücken der ersten Schicht verschmälern sich nach der Oberfläche zu und werden an dieser durch die sich berührenden Cuticularsäume ganz geschlossen (oben, a). Da im Flächenbild sowohl durch die seitlichen Lücken der ersten Zellenschicht, als durch die der zweiten das Bild der von Fläche zu Fläche gehenden Fortsätze nach den Zellenfeldern zerlegt wird, so zeichnen sich bei einer und derselben Einstellung (d. i. derjenigen, welche parallel der Oberfläche durch den markirten Punkt in Fig. B, a geht) zwei Zellenmosaiken durcheinander ab (Fig. B, c), die eine (äussere Lage) mit mehr gleichmässig polygonalen, die andere (tiefere) mit unregelmässiger geformten Feldern. Man muss nur immer berücksichtigen, dass diese Felder nicht die Zellenleiber selbst sind, sondern der Ausdruck der Brücken zwischen ihnen.

Um diesen Unterschied recht deutlich zu machen, zeichne ich in Fig. 19 Taf. IIb bei i (lebendes Object) unter einer Epithelzelle der Salamanderlarvenhaut das Flächenbild der Intercellularbrücken (dort dichter, wie in den hier nebenstehenden Figuren vom Kiemenblatt); darüber bei c u, das Bild der Einstellung auf den gestreiften Cuticularsaum (die optischen Querschnitte der Streifen als Punkte); in den übrigen Zellen zz die Einstellung auf Kerne und umgebende Zellsubstanz, welche matt-scheckig aussieht. Letzteres beziehe ich auf den Ausdruck von Fadenstructuren in der Zellsubstanz; wie man sieht, dürfen diese mit den Intercellularstructuren nicht im Mindesten verwechselt werden, ebenso wenig wie mit der Streifung des Cuticularsaums.

Ob in den Intercellularlücken eine Flüssigkeit ist, oder eine anderweitige, dann jedenfalls weiche Substanz (s. unten, kriechende Zellen darin), lässt sich zwar meines Erachtens nach nicht absolut entscheiden [1]), doch sprechen die Injectionsresultate von Key und Retzius (s. o.) beim Menschen wohl sehr dafür, dass sie mit Lymphe gefüllt sind und mit Lymphwegen zusammenhängen, woran auch die Verfasser denken.

Mit Bezug auf die anderweitig vertretene Auffassung, nach welcher die Intercellularfortsätze nur von Seiten der Nachbarzellen zusammenstossen sollen, der Art, dass sie nicht ein Continuum

1) Bei den oben citirten Injectionen der Lücken bleibt doch die Möglichkeit, dass eine weiche, aber besondere Substanz darin durch die Injectionsmasse verdrängt sein kann; obgleich ich dies nicht aufstellen will.

bilden würden, sondern zur einen Hälfte der einen, zur andern der anderen Zelle angehören würden, will ich besonders bemerken, dass sich dies bei den sehr grossen und deutlichen Verhältnissen von Salamandern nicht constatiren lässt. Man sieht in der Mitte der Brücken keine differenzirte Stelle, sie erscheinen als directe Verbindungen zwischen der beiderseitigen Zellsubstanz.

Man findet in den Intercellularlücken bei Amphibien Dinge verschiedener Art, die die Wahrscheinlichkeit, dass es sich um Lymphwege handelt, einigermaassen vergrössern können.

Zunächst kommen darin bei den wachsenden Larven Pigmentkörnchen vor. Die Hauptmasse des Epithelpigmentes [1]) sammelt sich zwar unzweifelhaft in den Epithelzellen an, aber ebenso sicher liegen Körnchen davon vielfach in den Lücken. Für die Frage nach der Herkunft des Pigments giebt dies noch keinen Aufschluss; die Körnchen in den Lücken können ebenso wohl in den Zellen gebildet und herausgerückt, als in den Lücken entstanden oder herangeschwemmt sein. Andere Erfahrungen machen zunächst das Erstere wahrscheinlicher.

Aber es finden sich in den Lücken auch vielfach verzweigte Zellenkörper, die ich wegen der sehr verschiedenen Formen, die sie zeigen, für kriechende halten muss, obwohl sich durch directe Beobachtung nur äusserst langsame und geringfügige Formänderungen, meistens gar keine daran verfolgen lassen. Diese Zellen sind vielfach sehr dicht mit Pigmentkörnchen durchsetzt und dadurch oft undurchsichtig schwarz. Fig. B, d giebt ein Beispiel aus dem Epithel des Larvenschwanzes. Die Zelle ist so reichlich durch die Lücken verzweigt, dass sie viele Epithelzellen mit Maschen ihrer Ausläufer umspannt. Solche Vorkommnisse sind sehr häufig. Wieder andere findet man, die nur wenig Fortsätze in die Lücken einschieben und einen dickeren, gedrungenen und stark pigmentirten Mittelkörper haben; an solchen Formen sieht man vielfach auch lebhaftere Kriechbewegungen und dabei Verschiebungen der Pigmentkörner in ihrer Substanz. Fig. B, c (unten) zeigt eine derartige, aber unpigmentirte Zelle, im Epithel des Kiemenblattes, welches ohne Farbstoff ist.

Da diese Zellen ganz unzweifelhaft in den Intercellularlücken liegen, so müssen sie, wenn sie sich hineindrängten, die Zellbrücken

1) Das Epithelpigment bei Salamanderlarven ist braun und schwarz, das der Pigmentzellen im Bindegewebe theils ebenso, theils gelb, blau, grün, blaugrün oder metallisch. Die Verfolgung der Pigmentirung bei wachsenden Amphibienlarven wäre eine sehr hübsche und für Fragen der allgemeinen Histologie und Cellularchemie sehr dankbare Arbeit, die freilich sorgfältiges Studium fordern würde.



durchbrochen haben. Danach lässt sich wieder vermuthen, dass die Brücken sich nach der Entfernung eines solchen Eindringlings wieder herstellen können; denn es finden sich nirgend in diesen Epithelien Lücken, welche ohne durchziehende Brücken wären.

In den tiefen Intercellularlücken sieht man hie und da auch Stränge, zuweilen mit Kernen, eingelagert, die sich als mit Nerven in Continuität ergeben, durch Längsstreifung als solche kennzeichnen und in ihrer Verästelung noch weit verfolgen lassen. Einen solchen Fall hatte ich in Fig. 11 n, a. a. O. (27) gezeichnet. Aber bei weitem die meisten Zellkörper, die sich in den Lücken finden, sind nicht Nerven, es lässt sich jeder Ausläufer bis an sein Ende verschmälert verfolgen; ein solcher Fall war Fig. B, c hier (unten in der Figur).

Besonders an den Kiemenblättern findet man häufig in diesem Epithel Zellen, welche viel kleiner als die meisten und rundlich, dabei stärker lichtbrechend sind (Fig. B, c, links). Sie werden zuweilen durch breitere Intercellularlücken, als sonst vorhanden sind, von den Nachbarinnen getrennt. Fast an jedem Kiemenblatt sieht man einige solche Zellen. Ihre Bedeutung ist mir zweifelhaft. Anfangs hielt ich sie für in Theilung begriffene Zellen, welche (vergleiche unten) in den späteren Phasen etwas gerundete Formen annehmen; aber das liess sich leicht ausschliessen, denn ein Tropfen Essigsäure zeigt in den runden Zellen, wie hier in Fig. B, c, einen ganz gewöhnlichen ruhenden Kern.[1]) Auch Vorbereitungsstadien zur Zelltheilung können sie schwerlich sein, denn während des Theilungsanfanges sind die Epithelzellen meistens noch so flach, wie in der Ruhe (vergl. dritten Abschnitt).

Vielleicht gehören diese Zellen zusammen mit den eigenthümlichen dunklen Elementen im Epithel der Amphibienharnblase, die ich an anderem Ort[2]) erwähnt habe, und die mir gleichfalls bis jetzt räthselhaft sind. Jene färben sich gleich diesen bei Anwendung von Reagentien und Tinction besonders dunkel.

---

1) Wie ich schon a. a. O. erwähnt habe, sind die Kerne der Epithelzellen am Kiemenblatt, und so auch an der ausgespannten Harnblase des Salamanders, im Leben nicht sichtbar, treten aber auf Säuren, Chromsalze etc. sofort hervor. An der gefalteten Harnblase sieht man sie lebend.

2) Beobachtung über die Beschaffenheit des Zellkerns. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII, S. 715.

Wenn ich hiernach die Anschauung, dass Gewebszellen unter einander durch Fortsätze ein Continuum bilden (HEITZMANN), für die geschichteten Epithelien durchaus gültig finde, so ist damit selbstverständlich nicht gesagt, dass sie für alle Gewebe gelten müsste.

ZWÖLFTES CAPITEL.

Allgemeine Besprechung der Resultate.

1. Hauptergebnisse.

Fasst man, abgesehen von allen Differenzen, das Gemeinsame aller dieser Beobachtungen zusammen, so ist es dies, dass sich im Zellenleib ausser dem Kern und etwaigen besonderen Körnereinschlüssen zwei verschiedene Substanzen unterscheiden lassen, von denen die eine etwas stärker lichtbrechend und in Form von Fadenwerken angeordnet ist, die andere den bleibenden Raum ausfüllt.

Die Differenzen beziehen sich nur auf die Anordnung der Fadensubstanz. Ich weiche hier von meinen Vor- und Mitarbeitern darin ab, dass ich kein Recht finde, die Fadenwerke ohne Weiteres „netzförmig“ zu nennen, wie es alle die genannten Forscher gethan haben. Denn sie meinen hiermit offenbar, dass die Fäden sich überall unter einander verbinden und in einander übergehen sollen, so dass sich das Fadenwerk unter dem Bilde etwa eines feinbalkigen Schwammgerüstes oder des Stützgewebes der Milz oder der Lymphknoten vorstellen liesse.

Wenn ich dies auch für viele Objecte als völlig möglich zugebe, kann ich doch keine Sicherheit dafür finden. Auch an den Zellenarten, welche die Fadenwerke besonders scharf und klar zu sehen erlauben, den Ganglienzellen und Knorpelzellen, liegt die Frage auch für die besten Linsen der Gegenwart noch an der Grenze des Sichtbaren, ob die Fäden sich wirklich gerüstförmig verbinden, ob sie vielfach oder gar durchweg nur an einander vorbeilaufen — im letzteren Fall könnte sogar nur ein einziger Fadenzug durch die ganze Zelle gehen, was mir allerdings nicht sehr wahrscheinlich vorkommt — oder endlich, ob das Fadenwerk unterbrochen ist, nur aus einzelnen, gleichmässig gelagerten

Stücken besteht. Eine so gleichmässige Netzmaschenordnung, wie sie KKEIN und vollends HEITZMANN darstellen, mit ganz geradem Verlauf der Fädchen und scharfwinkligem Zusammentreffen an ihren Verbindungsstellen, finde ich nirgends mit Sicherheit und muss behaupten, dass sie mit den von Jenen benutzten optischen Mitteln nicht festzustellen ist, da ich noch bessere benutzt habe.

Auf die Wirkung der Reagentien kann man sich für Urtheile über den lebendigen Anordnungszustand der Fäden nicht hinreichend verlassen. Es kann ja sein, dass man einmal an Alkohol- oder Chromsäurepräparaten Leberzellen mit einem so ganz gleichmaschigen engen Netzwerk findet, wie es KLEIN (Fig. 20 l. c.) und HEITZMANN zeichnen; das ist dann aber nach meinen Befunden eine Ausnahme zu nennen und nicht zur Regel zu machen. An meinen Alkohol- und Chromsäurepräparaten der Froschleber und Säugethierleber sind die Maschenräume, wie ich oben beschrieb, äusserst ungleich geformt, und man kann mit besten optischen Mitteln nicht entscheiden, ob wirklich eine „netzartige" Verbindung der Fäden existirt.

Ueberblicken wir nur noch einmal, wie verschieden die Reagentien bei den einzelnen Objecten wirken. Die Osmiumsäure erhält beim Säugethierei die Fadenwerke im Wesentlichen so angeordnet, wie in der noch lebenden Zelle; in der Knorpelzelle annähernd so, in der Leberzelle bewirkt sie dagegen starke, meist einseitige Zusammenballung des Fadenwerks. Bei einer Algenzelle von Spirogyra kann dieselbe 2procentige Osmiumlösung, welche beim Ei gut conservirend wirkte, die Protoplasmastränge stark aus der Form und Lage bringen; sie verschrumpft hier den Kern zu einem glänzenden Klumpen, während sie ihn bei den einen Zellenarten (Ei, Ganglienzelle) lebenstreu fixirt, bei wieder anderen (Epithel, Bindesubstanz) etwas quellen macht (27, S. 328). — Die Chromsäure stellt in den einen Zellenarten Fadenwerke dar, welche nach dem Vergleich lebender Objecte (Knorpelzellen, s. o.) sich nicht weit von der Natur entfernen, und liefert nur nebenbei Gerinnungen im Paraplasma, und wirkt ähnlich, also ziemlich treu conservirend, an den Structuren der meisten Kernarten. Aber dieselbe Chromsäure giebt sehr mangelhaft erhaltende Wirkung am Protoplasma des Säugethiereies (wie es hier der Vergleich des ganz frischen Objects lehrt), und während sie im Kern eines Echinodermeneies oder Molluskeneies die Structur so zeigt, wie man sie am frischen Ei sieht, liefert sie in gleicher Concentration im Kern des Säugethiereies meistens unnatürliche Zusammenballungen. Aehnliches lässt sich von der Pikrinsäure sagen. — Der Alkohol leistet in frischen Leberzellen Erhaltungen ähnlich der Chromsäure, in abgestorbenen dagegen häufig eine ganz künstliche Vacuolenbildung (Fig. 11 Taf. I). Die chrom-

sauren Salze erhalten in vielen Zellenarten die Structur des Protoplasma's gut, im Säugethierei auch die des Kerns leidlich; in den meisten Kernarten dagegen bewirken sie starke Veränderungen.

Aus diesen Beispielen ergiebt sich schon, dass man Zell- und Kernstructuren nicht sicher allein nach Reagentienpräparaten, und am wenigsten nach einem Reagens oder wenigen allein beurtheilen kann.

Wenn hiernach überhaupt Vorsicht und vielseitige Prüfung erforderlich bleibt, ehe man Formverhältnisse in präparirten Zellen als vitale Structuren hinstellt, so wird man sich vollends vorsehen müssen, Dinge als solche Structuren zu verwerthen, die mit solchen gar keinen Vergleichspunkt bieten.

Als mindestens fraglich erscheinen mir in dieser Hinsicht die Verhältnisse im hohlen Vordertheil der Becherzellen und in den hellen mucösen Drüsenepithelien. Bei den „Netzen", die in diesen vorkommen, liegt allerdings gewiss eine gerüstförmige Anordnung der Zellsubstanz vor. [1]) Aber diese ist doch nicht ohne Weiteres gleichwerthig zu setzen mit den Structuren in compacten Zellenkörpern, von welchen ich hier gehandelt habe. In den Schleimsecretionszellen giebt es: 1) Zellsubstanz, 2) Secretmassen in homogenem, vielfach jedenfalls in flüssigem oder halbflüssigem Zustand, welche in Form von Vacuolen in der spärlichen Zellsubstanz vertheilt sind. [2]) Es kann nun wohl möglich sein, dass

1) Vergl. Klein (54), Pl. VII, Fig. 3—7.

2) Hiermit soll nicht behauptet werden, dass das Secret solcher Zellen ganz so, wie es nachher ausgeschieden erscheint, schon in den betreffenden Vacuolen innerhalb der Zelle beschaffen gewesen sein müsste. Bei den Becherzellen des Darms z. B. fällt es auf, dass der Inhalt ihres hohlen Vordertheils im Leben stark lichtbrechend ist; wenn es richtig, dass diese Zellen Schleim secerniren, der doch keineswegs stark Licht bricht, so würde die Substanz im Becher also nicht mit dem austretenden Secret identisch, sondern erst eine Vorstufe desselben sein.

Und das ist wohl vollkommen möglich, dass die helle Substanz in den Secretvacuolen, z. B. bei den Zellen der Schleimdrüsen, den hellen Zellen in den Alveolen der Schleimspeicheldrüsen, den Becherzellen u. a. m., nicht schon ein fertiges Secret ist, sondern eine Zwischenstufe, von welcher aus und durch deren Umsatz sich das austretende Secret erst bildet. Ich erinnere hier an die Arbeiten von Biedermann über das Magenepithel (18), nach welchen dessen Zellen, den schleimsecernirenden Drüsenzellen so äusserst ähnlich, ebenfalls Schleim secerniren würden, aber auf dem Umwege, dass eine den Vordertheil füllende helle Substanzportion (Pfropf), als Zwischenstufe der Secretbildung, vorn am freien Ende Umsetzung erfährt und von der Zelle aus wieder nachgebildet wird. Ich bin den damaligen Arbeiten Biedermann's gefolgt und kann

die Zellsubstanz zwischen diesen Secretvacuolen in vielen Fällen zu so dünnen Bälkchen zusammengedrängt ist, dass diese nur noch aus gleicher oder gleichwerthiger Masse bestehen, wie die Fäden in Zellen anderer Arten. Ich erkenne z. B. nach eigener Untersuchung an, dass in den hellen Zellen der Schleimspeicheldrüsen die Zellen oder Fachwerke, die KLEIN hier unter dem Namen „Netzwerk" beschreibt, ziemlich ebenso feinbalkig sind wie die Fadenwerke, die man in den Halbmonden oder in den Zellen der Parotis trifft. Damit ist aber noch nicht bewiesen, dass sie diesen gleichwerthig sind; es könnten diese Structuren zwischen den Mucinvacuolen doch auch noch aus beiden Substanzen — Protoplasma und Paraplasma nach KUPFFER's Bezeichnung — zusammengesetzt sein.

Noch weniger lassen sich die Verhältnisse in den Zellen der fettsecernirenden Drüsen in einen derartigen Vergleich mit wahren Protoplasmastructuren bringen, wie ihn KLEIN (a. a. O. S. 169—170) ohne Bedenken versucht hat. Hier, in Talgdrüsen z. B., ist der Zellkörper gleichmässig durchsetzt von den in ihm gebildeten Fetttröpfchen. In den peripheren Zellen der Alveolen sind diese Tröpfchen klein (Fig. 13 Taf. I hier, die Zelle ist sehr stark vergrössert dargestellt), in den mehr centralen grösser. Wenn man das Fett löst oder durch Aufhellung unsichtbar macht, so sieht man die Zellsubstanz, in der die Fetttröpfchen liegen, natürlich als ein Fachwerk oder Gitterwerk. KLEIN nennt das ohne Weiteres ein „intracellular network", vergleicht es mit den Fadenwerken der Leberzellen, und sagt wörtlich, „die interfibrilläre Substanz sei hier die fettige Materie, welche den Talg constituire." Das muss ich einen schiefen Vergleich nennen. Die Fetttröpfchen sind hier ein Stoff sui generis, der in der Zellsubstanz auftritt. Wenn ich sie mir herausgenommen denke und Löcher an ihrer Stelle, so ist das Fachwerk, das zwischen den Löchern übrig bleibt, nicht eine Structur des Zellkörpers, sondern der Zellkörper selbst. Will man hier einen Vergleich mit den Leberzellen, Knorpelzellen oder Eiern ziehen, so muss man fragen, ob das Fachwerk zwischen den Fetttropfen noch einen Bau aus Fäden und Zwischensubstanz hat, oder nicht, was sich für jetzt nicht entscheiden lässt. Um das noch deutlicher zu illustriren, ziehe ich die Spinalganglienzellen

für dieses ihr Resultat nur eintreten, trotz den Widersprüchen, die sie seitdem erfahren haben. Und es scheint mir sehr gut denkbar, dass ähnliche Verhältnisse bei den Zellen der Schleimdrüsen obwalten. Ich verkenne nicht, dass dies mit HEIDENHAIN's Theorien der Secretionsvorgänge keineswegs ganz stimmt und ihnen gegenüber besondere Vertretung verlangt, welche an diesem Ort nicht meine Sache sein soll.

heran, in denen ja, z. B. bei Amphibien, sehr gewöhnlich Fetttropfen vorkommen. Hier (Fig. 25 Taf. II b) haben wir einen deutlichen Bau aus Fäden mit Knötchen (Protoplasma, KUPFFER) und Zwischensubstanz (Paraplasma). Wenn in einem solchen Zellkörper nun noch Fetttropfen auftreten, so sind dabei zunächst sowohl die Fäden (KLEIN's Netzwerk entsprechend) vorhanden, als die Zwischensubstanz (KLEIN's interfibrillar substance), und als drittes, Neues, tritt das Fett hinzu. Wenn ich annehme, eine Ganglienzelle wie in Fig. 25 hier enthielte fünf grössere Fetttropfen in sich, so müsste man nach dem Schema KLEIN's dann die groben Wände der fünf Lücken, welche von den Fetttropfen gefüllt werden, das intercellulare Netzwerk nennen und mit den feinen Fäden in den Leberzellen vergleichen, während doch klar ist, dass diese Wände in sich noch das viel feinere Fadenwerk enthalten, welches zu jenem Vergleich offenbar berechtigt ist. Man kann ja auch nur die fetthaltigen Leberzellen selbst zum Beispiel nehmen (Fig. 6, 7 auf Taf. I hier, Fetttröpfchen schwarz): in ihnen giebt es Fadensubstanz, Zwischensubstanz und ausserdem noch Fetttropfen, welche in der letzteren liegen. Es könnte sein, dass bei stärkerer Ansammlung von Fett die Tröpfchen desselben die Zwischensubstanz ganz verdrängen, indem sie vielleicht überhaupt auf deren Kosten gebildet werden; darüber wissen wir einstweilen noch nichts. Aber damit wird das Fett immer noch nicht gleichwerthig oder vergleichbar mit dem Paraplasma.

Ich will hier über die Talgdrüsenzellen aber noch Eins aus eigener Beobachtung hinzufügen, was man in der That eine Zellstructur nennen kann, aber in einem andern Sinne als in dem, von welchem hier sonst die Rede ist. Es fällt auf, besonders deutlich an Talgdrüsen der Katzenhaut, dass die Fetttröpfchen in den peripheren Zellen der Alveolen regelmässig gereiht liegen, die äusserste Reihe parallel je einer Zellenkante, die folgenden wieder damit parallel, und andererseits ergiebt sich wieder eine Ordnung in Reihen, welche senkrecht oder schräg auf den Zellenkanten stehen (vergl. Fig. 13 Taf. I). Das Bild erscheint besonders deutlich an Tinctionspräparaten bei nur mittlerer Aufhellung (Glycerin), wo das Fett noch etwas glänzt; doch auch nach Nelkenölaufhellung. — Wenn ich übrigens die Tröpfchen Fett nenne, so lasse ich es ganz annehmbar, dass sie kein eigentliches Fett, sondern eine Bildungsvorstufe desselben sein mögen.

Wenn also die Verhältnisse bei Fettsecretionszellen und vielleicht auch bei Schleimsecretionszellen keine wahren, sondern nur scheinbare Zellstructuren sind, so stellt sich die weitere und sehr wichtige Frage, wie es in dieser Beziehung mit Pflanzenzellen

bestellt ist. Können wir die bekannten Protoplasmastränge, die den Innenraum sehr vieler Arten von Pflanzenzellen durchspannen, als gleichwerthig mit den Fäden in Thierzellen nehmen, die im Obigen besprochen sind, und den Zellsaft der Pflanzenzelle als Aequivalent des Paraplasma? — KUPFFER hat dies gethan.[1]) Mir scheint, dass wir dazu nicht ohne Weiteres berechtigt sind.

In einer solchen Pflanzenzelle (Beispiel: Spirogyra, Taf. IV) ist, wie bekannt, durch reichliche Vacuolisirung eine Schicht Zellsubstanz an der Wand ausgebreitet, eine andere Anhäufung oft um den Kern gelagert, wenn dieser im Innern liegt; die übrige Zellsubstanz ist durch die Vacuolen zu Fachwerken gestaltet, welche die Kernanhäufung und die Wandansammlung verbinden, und wo die Vacuolisirung überhand nimmt, sind diese Fachwerke noch durchbrochen, ihre Wände zu Fäden verdünnt und gestreckt und somit confluirt. Was die Vacuolen anfüllt, ist der Zellsaft, eine wirkliche Flüssigkeit (vergl. oben zehntes Capitel).

Ich habe nun zwar am eben citirten Ort auch die Möglichkeit hinstellen müssen, dass die Interfilarsubstanz (Paraplasma) in Thierzellen im Leben flüssig sein kann, ebenso wie der Zellsaft bei Pflanzen, oder doch grösstentheils aus flüssigkeitshaltigen Vacuolen bestehen kann. Trotzdem scheint es mir noch nicht sicher erlaubt, den Zellsaft der Interfilarmasse und die Protoplasmastränge der Pflanzenzellen den Fäden in den Leberzellen, Eizellen, Knorpelzellen gleich zu setzen. Denn jene Protoplasmastränge in Pflanzenzellen sind im einen Fall sehr fein, im anderen Fall dicker, in ihnen findet Körnchenbewegung statt, die vielleicht an einen besonderen Bau der Stränge gebunden ist; es bleibt doch denkbar, dass auch diese Stränge, z. B. die dünnen Protoplasmafäden in einer Zelle von Tradescantia oder Spirogyra (dritter Abschnitt hier) ihrerseits noch aus Fädensubstanz und Zwischensubstanz bestehen. Ich verweise hierbei auch besonders auf die grosse Feinheit der Netzwerke, welche FROMMANN (41) in der Substanz von Pflanzenzellen findet. FROMMANN (ebenda, S. 50) hat bei Tradescantia allerdings nur in den dickeren Strangpartien, in der Nähe des Kerns und an den Zellenden, vorübergehende Differenzirung von Fäden wahrnehmen können. Man darf aber nicht a priori leugnen, dass etwas existiren kann, was wir an so blassen Objecten mit den heutigen Mitteln nicht sehen.

1) a. a. O. 63 S. 233, unten: Er vergleicht hier das Fadenwerk der Leberzelle, allerdings „im Kleinen", mit einem Pseudopodiennetz oder mit dem zu Netzfäden verbundenen circulirenden Protoplasma in Pflanzenzellen und findet es wahrscheinlich, dass die Fädensubstanz in den Leberzellen, wie hier, sich contractil und strömend verhalten möge.



Wenn man sagen will, was **nach Abzug der Vacuolen** in der Pflanzenzelle übrig bleibt, das ist die **gesammte lebendige Substanz** der Pflanzenzelle, als Zellsubstanz gleichwerthig mit dem **gesammten contractilen Leibe einer Amoebe oder farblosen Blutzelle** — so wird sich das für jetzt nicht widerlegen, freilich auch nicht beweisen lassen. Die farblose Blutzelle aber hat noch in sich eine Differenzirung in Filarsubstanz und Interfilarsubstanz, oder **kann** sie haben (s. oben, S. 47); demnach kann dasselbe für das Protoplasma der Pflanzenzelle, abzüglich der Vacuolen, gelten.

Ich kann es also einstweilen nicht für berechtigt halten, den Zellsaft der Pflanzenzellen und die Interfilarsubstanz (Paraplasma) der thierischen Zellenarten ohne Weiteres als gleichwerthig zu setzen, obwohl ich die Möglichkeit anerkenne, dass sich der Beweis dafür noch ergeben mag. Bis dahin kann es aber nicht gestattet sein, eine Pflanzenzelle mit ihren Protoplasmasträngen und Saftvacuolen als reines Schema für die Differenzirung von Thierzellen hinzunehmen.

In Summa, die Structuren der Zellsubstanz sind, schon nach dem Wenigen, was darüber bekannt ist, so mannigfacher Art, dass sie sich unter dem Ausdruck „Netzwerke" mit noch weniger Recht unterbringen lassen, als etwa die jetzt bekannte Structur der animalen Muskelfaser durch den blossen alten Namen „Querstreifung" definirt ist. [1])

1) Hier ist wohl der Ort, einer Idee zu gedenken, die vor zwei Jahren von Rindfleisch geäussert ist (98, Lit.-Verz. Nachtrag). Sie geht in der Hauptsache darauf hinaus, unter der Voraussetzung einer regelmässig netzförmigen Structur in Protoplasma und Kern, welche bedingt sei in zwei, in einander gefügten Gerüstwerken verschiedener Substanzen, die Bewegungsvorgänge der lebendigen Substanz zu erklären als Functionen veränderter Adhäsion zwischen diesen beiden chemisch differenten Substanzen. Rindfleisch geht dabei besonders von den Erscheinungen der Karyokinese aus, welche ich damals eben näher dargelegt hatte (27, 28). So viel Bestechendes man nun in dieser Hypothese finden kann, so glaube ich doch, dass sie nur mit grosser Vorsicht zu verfolgen sein wird. Denn erstens wissen wir noch nicht, ob die Fadenwerke wirklich auch in der Zellsubstanz Netzwerke sind (wie dies im Kern allerdings vielfach der Fall ist); wenn es selbst in den einen Zellenarten sicher so sein sollte, steht der Beweis noch aus, ob es überall so ist. Zweitens aber sind ganz sicher die Fadenwerke in gewissen Zellenarten und gerade in solchen, wo man sie recht deutlich und auch lebend beobachten kann (Knorpelzellen, Säugethierei), **nicht so disponirt**, dass man nach Rindfleisch S. 802 annehmen könnte, es seien zwei in einander gesteckte, „gleich gestaltete und gleich grosse Netzwerke" vorhanden, eins von Fädensubstanz, eins von Zwischensubstanz. Es ist vielmehr

Wenn ich aber hiermit für jetzt den weniger präjudicirenden Ausdruck Fäden oder Fadenwerke für die Anordnung der Protoplasmafäden vorziehe, und wenn ich die Beschreibungen meiner Vorgänger und Mitarbeiter, besonders die schönen und verdienstvollen Arbeiten FROMMANN's und KLEIN's, in manchen Dingen kritisirt und bestritten habe, so wolle man dabei nicht die Hauptsache übersehen, dass wir über das Wesentliche, über die Existenz eines Fadenbaues in der Zellsubstanz, einig sind. Dass ich hier gesucht habe, andere Angaben möglichst zu erweitern und zu berichtigen, geschah gerade, um den Zweifeln zu begegnen, welche sich noch gegen jene Hauptsache richten. Diese Zweifel könnten nur dadurch ermuthigt werden, dass man alle Zellstructuren unter das Schema eines Netzwerks bringen will, welches sich dann vielfach nicht finden lassen möchte, und dass man Dinge, die ihrem Wesen nach nichts mit Zellstructuren gemein haben[1]), als solche registrirt.

Ausserdem aber halte ich es allerdings für durchaus nicht gleichgültig, ob die geformte Substanz in einer Zelle in Form von Netzwerken, oder von verschlungenen Fadenwerken, oder in noch anderer Weise angeordnet ist. Es können in dieser Anordnung bei verschiedenen Zellenarten und vielleicht selbst in verschiedenen Gegenden der gleichen Zelle Unterschiede bestehen, es können in dieser Anordnung physiologische Veränderungen stattfinden, und es kann das Alles für die Lebensvorgänge in der Zelle von weittragender, jetzt noch ungeahnter Bedeutung sein. — Wenn also Jemand sagen sollte, es komme nicht viel darauf an, ob man das Ding ein Netzwerk nenne oder ein Flechtwerk, oder ein Fadenwerk, ob es so oder etwas anders geformt sein möge, wenn es nur da sei — so würde ich ihm nicht beistimmen können.

Es bleibt noch ein weites Feld für die Untersuchung, zu entscheiden, ob und in welcher Form diese Bauverhältnisse auch bei anderen, bis jetzt noch nicht darauf untersuchten Zellenarten vertreten sind. Jedenfalls besteht kein Recht, ihre allgemeine Verbreitung zu leugnen; für dieselbe spricht die Analogie der schon bekannten, oben besprochenen Zellenarten, gegen dieselbe spricht bis jetzt nichts.

in manchen solcher Fälle — Knorpelzellen, Leberzellen — jedenfalls der Masse nach mehr Zwischensubstanz als Fädensubstanz da, und man kann ohne Mühe aus den Objecten abnehmen, dass die Formation der einen Substanz keineswegs ein stereometrisch gleiches Abbild von der der anderen ist. Uebrigens scheint solche Gleichheit für RINDFLEISCH's Hypothese wohl nicht unbedingt postulirt.

1) Wie die auf den letzten Seiten erwähnten Fälle.

2. Frage nach der vitalen Constanz oder Veränderlichkeit der Zellstructuren.

Ich habe bei der Beschreibung bisher stets unbedenklich von Structuren oder Bauverhältnissen gesprochen. Hiermit soll nicht im Geringsten gesagt sein, dass sie nicht im Leben ihre Anordnung verändern könnten, dass sie starr und fest wären. Man darf aber wohl auch ein Ding einen Bau nennen, welches blos temporär auftritt, wofern es nur dann immer in einer bestimmten, gesetzmässigen Form auftritt.

Für die Structuren der meisten Zellenarten, wenigstens der thierischen, scheint aber ein solches Fluctuiren nicht zu gelten oder doch nicht die Regel zu sein. Bei den meisten der thierischen Zellformen, die oben besprochen sind, tritt immer die gleiche Structur momentan nach Wirkung der Reagentien auf; bei der lebenden Knorpelzelle und der ganz frischen Eizelle müht man sich vergeblich ab, durch directe Beobachtung auch nur schwache Verschiebungen der Fäden festzustellen. Wenn sie überhaupt vor sich gehen, müssen sie äusserst träge sein. Unter solchen Umständen hat man ein volles Recht, von geformten Structuren zu reden. Bei Leukocyten, bei Pflanzenzellen liegt die Sache allerdings anders; bei ersteren kann man ein förmliches Wogen der Fäden sehen, und die Bewegungserscheinungen im pflanzlichen Protoplasma sind bekannt; für das rasche Fluctuiren von Netz- oder Fädenstructuren in verschiedenen pflanzlichen Zellen geben die Beschreibungen von Strasburger (87) und Frommann (41) hinlänglich Zeugniss. Man hat eben zu berücksichtigen, dass es Zellen giebt mit sehr beweglicher, andere mit schwach beweglicher Substanz und wieder andere, bei denen die innere Motilität nahezu oder ganz zurücktritt. Wenn aber die vorübergehenden Formerscheinungen in den ersteren Fällen den beharrenden in den letzteren so sehr entsprechen, wie es in der That der Fall ist, dann wird man gewiss von Structurgesetzen in der Zellsubstanz reden können und unter diese Gesetze auch die Fälle einbegreifen, in welchen die Structur zeitweilig verwischt erscheint. Wenn man temporär homogenes Protoplasma auftreten sieht, so braucht dies darum nicht der Normalzustand zu sein, es kann auch der Ausnahmezustand sein, in welchem die Fäden unter Wegdrängung der Zwischensubstanz bis zur Berührung genähert, vielleicht zeitweise verschmolzen sind, um sich doch wieder separiren zu können.

Ich denke nicht daran, mit diesen wenigen Reflexionen den wichtigen Gegenstand für abgemacht zu halten, welcher in der

Ueberschrift dieses Absatzes bezeichnet ist. Es kam zunächst nur darauf an, den eventuellen Zweifeln zu begegnen, welche aus einseitiger Berücksichtigung stark mobiler Zellsubstanzen entspringen könnten.

3. Stellung zu den Anschauungen Heitzmann's und Rauber's.

Es ist jetzt vielfach üblich, die Lehre, dass Zellsubstanz und Kern Structuren in sich enthalten, mit dem Namen HEITZMANN's zu verknüpfen. [1]) Da aber HEITZMANN's Lehre (49, 50) nicht blos dies, sondern noch viel Anderes besagt, dem ich mich durchaus nicht anschliessen kann [2]), und er die Structuren anders auffasst, als ich sie fassen muss, so habe ich Anlass, meine Stellung zu dieser Lehre hier kurz zu kennzeichnen.

HEITZMANN's Anschauungen über den Bau der Zelle, des Zellkerns und des ganzen Thierkörpers sind oben im Eingang (siehe Literatur) in Kurzem analysirt. Ich stelle zusammen, was ich davon bestreite oder für unbewiesen halte.

Unbewiesen ist, dass 1) die Zellsubstanz (Protoplasma HEITZMANN's) im Allgemeinen ein in sich zusammenhängendes Fachwerk, Gerüst oder Netzwerk wäre, das von Vacuolen oder zusammenhängenden Massen von Flüssigkeit oder weicher Substanz durchsetzt wird. Wenn es bei manchen Zellenarten so sein mag, so ist doch daraus kein Typus zu machen; bei vielen findet sich jedenfalls die geformte Substanz in Gestalt von ziemlich gleich dicken Fäden, über deren Anordnung, Zusammenhang oder Nichtzusammenhang sich durchaus noch nicht bestimmte Gesetze aufstellen lassen.

2) Wenn HEITZMANN die blasseren Körnchen [3]) in der Zellsubstanz als „Knotenpunkte des Netzwerks“ auffasst, so ist dies, als allgemeine Behauptung, unbewiesen. In einzelnen Zellenarten (Spinalganglienzellen z. B.) scheinen solche Knötchen oder Körnchen zwar in der That in den Verlauf der Fäden eingelagert zu sein; ob sie Knotenpunkte sind, wissen wir auch hier nicht (vergl. oben). Wir wissen aber noch weniger, ob solches von den blasseren Körnchen in den meisten sonstigen Zellenarten gelten kann. Bei

1) Während die Priorität in dieser Beziehung FROMMANN zukommt. S. o. in der Literaturbesprechung.

2) Während FROMMANN und KLEIN dies in wesentlichen Punkten gethan haben.

3) Abgesehen natürlich von Körnern bestimmter Art, Beschaffenheit und Abgrenzung, als Lecithin, chromatophile Körnchen verschiedener Arten (EHRLICH) oder gar Pigment, Fett; ich setze voraus, dass HEITZMANN solche Körnerbildungen im Obigen nicht mit im Sinne gehabt hat.

Objecten, wo sich die Fäden bis jetzt am besten und sichersten lebend studiren lassen (Knorpelzellen), lässt sich das Vorhandensein von derartigen Knotenpunkten ausschliessen und Alles, was wie Körnchen erscheint, entweder als wirkliche, abgegrenzte, freiliegende Körner, oder aber als optische Schnitte von Fäden erkennen.

3) Dass im Princip überall Zellen mit den Nachbarzellen durch Ausläufer in Verbindung stehen, und somit nach Heitzmann's Auffassung der Körper in toto ein Protoplasmanetz mit eingeschalteter Intercellularsubstanz sein soll, ist unbewiesen, wenn es auch für manche Gewebe unzweifelhaft Geltung hat. [1])

Bestritten muss werden:

4) Dass Kernkörperchen und Kern (nach Heitzmann) nur Verdichtungen des Netzwerks im Zellkörper (resp. im Kern) sein und sonach mit den Fäden im letzteren die gleiche Substanz darstellen sollen. Die Substanz des Kerns ist vielmehr materiell verschieden von der des Zellkörpers; der Kern ist abgegrenzt gegen den letzteren, dass diese Abgrenzung vielleicht noch von feinsten Verbindungsfäden durchsetzt sein mag, ist hypothetisch; die Kernkörperchen endlich sind materiell besondere und abgegrenzte Dinge in der Substanz des Kerns.

Die Belege für das Letztere sind im zweiten Abschnitt enthalten.

Ich habe hier noch auf eine Auffassung von Zellstructuren Rücksicht zu nehmen, die in neuester Zeit von Rauber kund gegeben ist (76). Er sucht, in Anlehnung an die neueren Theorien über Pflanzenwachsthum, sowohl in thierischen Geweben als in der einzelnen thierischen Zelle den Ausdruck einer radial-concentrischen Anordnung zu finden (vergl. a. a. O. S. 7). Er zieht in diesen Versuch nicht nur Zellen hinein wie das Ovarialei — bei dem eine radiäre Structur des Zellkörpers in vielen Fällen ja in der That sich ausspricht — sondern auch die Längsstreifungen von Epithelzellen, das Auftreten von Flimmerhaaren, die Bauverhältnisse der Muskelfaser, ja überhaupt Alles, was von „netzförmigen" Structuren im Protoplasma und auch im Kern der Zelle bekannt geworden ist. Rauber sagt wörtlich: „Was aber die netzförmige Anordnung der Substanz sowohl im Kern als im Protoplasma des Zellleibes betrifft, so lässt sich das Netz unschwer aus der radial-concentrischen Anordnung ableiten. Wir brauchen blos das Parallelogramm

1) Näheres im folgenden Capitel.

der Kräfte zu Hülfe zu nehmen und seine Linien in Anwendung zu bringen, so entsteht aus der radial-concentrischen Anordnung das Netz."

Wenn ich auch nicht bestreite, dass RAUBER's Ideen über das thierische Wachsthum grosses Interesse besitzen und dass sie eine bedeutende Zukunft haben können, so kann ich doch einer derartigen Deutung der Zellstructuren und Kernstructuren, wie sie im Angeführten enthalten ist, für heute keine Berechtigung zugestehen. Ich habe schon gesagt, dass wir noch nicht einmal im Stande sind, zu entscheiden, ob die Fadenwerke in der Zellsubstanz wirklich Netzwerke sind, d. h. durchweg in sich zusammenhängen. Wenn sie dies aber auch thun sollten, so wäre ihre Anordnung in den meisten Zellenarten viel zu unregelmässig, als dass sie sich an die eines „radial-concentrisch" geformten Netzwerkes anlehnte. Wer eine solche Disposition z. B. in das Fadenwerk einer Spinalganglienzelle, einer Knorpelzelle, einer Säugethiereizelle [1]) hineindeuten wollte, der würde sich vom Boden des Thatsächlichen auf den der willkürlichen Interpretation begeben. Ganz das Gleiche gilt für die Structuren des Zellkerns (vergl. zweiten Abschnitt). Die Gerüste im lebenden Zellkern sind im Allgemeinen weder radiär, noch concentrisch, noch radiär-concentrisch geordnet, sondern ihre Anordnung ist ohne mathematische Regel; wenn es Kernarten geben sollte, bei denen Letzteres vorkäme, so würden sie zunächst als einzelne Ausnahmen zu gelten haben, Derartiges ist aber nicht festgestellt.

Gerade in den Kernen, wo die Grösse des Objects bis jetzt am besten erlaubt, die Form der geformten Innenkörper zu erkennen, Speicheldrüsenkerne von Chironomus (BALBIANI, hier Fig. 14 Taf. I), Riesenkerne der Hautdrüsen von Salamandra und Triton (KLEIN, ich), überhaupt viele der von mir beschriebenen Kernarten von Salamandra (27, 28, 29 und hier zweiter Abschnitt), ist es ganz deutlich, dass die Anordnung nicht eine radial-concentrische genannt werden kann. In den betreffenden Chironomuskernen ist sie vielmehr eine geschlängelte.

4. Schlussbetrachtung.

Nachdem die Arbeitsergebnisse über den Bau der Zellsubstanz vorliegen, die ich in diesem Abschnitt zusammenzufassen versucht habe, ist es in der That schwer verständlich, dass die Mehrzahl der

---

1) Fig. 25, Fig. 1 und 2, Fig. 15. — — Ich mache darauf aufmerksam, dass die beiden letzten Beispiele der lebenden Zelle entsprechen.

Histologen, Zoologen, Botaniker und Embryologen sich noch wenig darum zu kümmern scheint.[1]) Schwer verständlich, weil bei näherem Nachdenken Niemand die bedeutende allgemeine Tragweite verkennen kann, welche diese Verhältnisse haben, und die Hoffnungen, welche sich an sie knüpfen. Wäre das Protoplasma in sich gleichartig beschaffen „wie ein Krystall", wie es einmal hiess, so hätten wir wenig Aussicht, auf optischem Wege dem Verständniss seiner Lebenserscheinungen näher zu kommen. Hat es aber in sich einen differenten Bau, so ist diese Hoffnung selbstverständlich gegeben, wofern die Verbesserung der Mikroskope und der histochemischen Technik uns erlauben wird, im Protoplasma und Paraplasma noch weitere Differenzen zu sehen und Details aufzudecken, und dafür geben die neueren Fortschritte der Optik und Technik einiges Zutrauen. Wenn, um nur ein wichtigstes Beispiel zu nehmen, das Protoplasma der Eizelle nichts als eine morphologisch-homogene Masse wäre mit eingestreuten Dotterkörnern, oder wohl gar eine Flüssigkeit, wie man es allen Ernstes noch in neuerer Zeit genannt hat, so müssten wir alle Antwort auf die Frage nach den Entwicklungsbedingungen, die das Ei mitbringt, der Chemie überlassen. Hat aber die Substanz der Eizelle einen Bau, kann dieser und die Beschaffenheit der Fäden in bestimmten Bezirken des Zellkörpers verschieden sein, so kann darin auch eine Grundlage der Entwicklungsprädestination gesucht werden, in der sich das eine Ei von dem anderen unterscheidet; und dieses Suchen wird möglich sein mit dem Mikroskop — bis wie weit, kann Niemand sagen, aber sein Ziel ist nichts Geringeres, als eine wirkliche Morphologie der Vererbung.[2]) Dass man eine solche jemals auf diesem optischem Wege fertig stellen wird, muss uns heute wohl unmöglich

---

1) Während ich diesen Abschnitt schreibe, erscheint der Aufsatz J. Kollmann's: „Ueber thierisches Protoplasma" (Biolog. Centralblatt Bd. II, Nr. 3 und 4). — Ich freue mich, in ihm den deutlichen Ausdruck davon zu finden, dass der Verfasser nicht auf dem oben gekennzeichneten Standpunkt steht, sondern die. Bauverhältnisse der Zellsubstanz in ihrer allgemeinen Bedeutung hinreichend würdigt und hervorhebt; wenn er auch Manches davon anders auffasst, wie ich hier gethan habe.

2) Dass im Körper des reifen Eies überhaupt irgend welche, auch morphologische Differenzirung bestehen muss, ist bewährt durch eine grosse Anzahl von Beobachtungen über die Erscheinungen der Furchung; unter denen ich wohl auch auf eigene Angaben über das Ei der Najaden und seine Theilung (23, S. 16, S. 120 ff.) verweisen darf. Aber bei diesen und bei vielen anderen Betrachtungen über die Bedingungen der inäqualen Furchung war noch nicht bekannt und nicht vorauszusetzen, was jetzt annehmbar erscheint: dass diese Bedingungen wirklich gesucht werden können in morphologisch ausgedrückten, optisch bemerkbaren Structuren im Körper der Eizelle.

oder unfasslich scheinen. Dass aber jeder Schritt zu ihr hin des Weges werth ist, wird wohl nicht geleugnet werden.

Bei solcher Sachlage und um solcher Ziele willen darf man erwarten, dass den Zellstructuren demnächst etwas von der Beachtung geschenkt werden mag, die man bisher vermisst. Wir verlangen ja nicht Glauben, nur Aufmerksamkeit; wer zweifelt, möge prüfen. Aber dann auch gründlich, zunächst mit denselben Methoden und an denselben oder gleich brauchbaren Objecten, wie sie hier besprochen und empfohlen sind.

DREIZEHNTES CAPITEL.

Ueber den Ausdruck Zelle und seine heutige Bedeutung.

Ich bin im Anfang dieses Abschnittes ausgegangen von der Definition, die Max Schultze von der Zelle gab. Es kann nicht zweifelhaft sein und ebenso wenig kann es den glänzenden und reformatorischen Studien über Zelle und Protoplasma, die wir Max Schultze, Haeckel, Brücke, Kühne und Anderen verdanken, etwas von ihrem Werth nehmen, dass jene Definition jetzt, nach bald drei Jahrzehnten, der Modification bedarf.

Das wird gewiss lange und von Vielen empfunden. Ich habe schon vor Jahren einige Gedanken darüber nicht verschwiegen, dass der gangbare Begriff des Protoplasma und damit auch der Zellbegriff unsicher ist.[1]) Entsprechende Aeusserungen finden sich bei Kupffer (63). Bestimmt hat kürzlich Julius Arnold (6) ausgesprochen: „Es muss als fraglich bezeichnet werden, ob die seit Max Schultze geläufige Definition der Zelle ausreichend ist, da sie die wesentlichen Structurverhältnisse (in der Zelle) unberücksichtigt lässt. In einer solchen muss meines Erachtens mindestens dasjenige ausgesagt werden, *dass die Zellen aus Kern und Belegungsmasse bestehen, welche beide in einer homogenen Grundsubstanz Körner und Fäden eingebettet enthalten.* Wie erwähnt, bezeichnet Kupffer die erstere als Paraplasma, die letzteren Gebilde als Protoplasma.“ —

---

1) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII, S. 857 ff.

Es werden denn wohl auch viele meiner Fachgenossen sich für ihre Lehrzwecke bereits ihre Modification des Zellbegriffs gemacht haben, wie ich selbst dies seit Jahren gethan habe. Wenn ich daher meine Auffassung von dem, „was man eine Zelle zu nennen habe“ im Folgenden kurz darlege, so geschieht es nicht, weil ich etwas besonders Neues auszusprechen glaube, sondern weil es an einer allgemeinen Verständigung darüber zur Zeit noch fehlt, und weil der Schreiber eines Buches über die Zelle nothwendig auch zu sagen hat, was er unter einer solchen versteht.

Ich glaube bei den meisten heutigen Histologen, wenigstens mit den drei ersten der folgenden Sätze, keinen Widerspruch zu finden, wenn ich das Wort Zelle gebraucht habe als Ausdruck für Folgendes:

1. *Ein abgegrenztes (oder räumlich centrirtes) Klümpchen lebender Substanz, ohne besonders beschaffene Membran, oder mit solcher.*

2. *Im Inneren einen Zellkern enthaltend, d. i. ein abgegrenzter, chemisch besonders beschaffener (nucleinhaltiger) Körper.*

3. *Mit dem Vermögen, aufgenommene Verbindungen in andere umzusetzen, also mit einem eigenen Stoffwechsel.*

4. *Zur Vermehrung durch Theilung befähigt,* oder doch, wenn dies nicht mehr der Fall ist, hervorgegangen durch Theilung aus einem Wesen gleicher Art, welches diese Befähigung hatte. (Dieser Satz ist hypothetisch und entspricht lediglich dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse; er heisst mit andern Worten: „Omnis cellula e cellula“ [Virchow]. Ich verstehe diesen Satz aber keineswegs in dem Sinne, als ob er einer primären Generatio spontanea von Zellsubstanz widersprechen sollte, und ebenso wenig dahin, dass er die Möglichkeit einer noch jetzt geschehenden Spontangeneration ausschliessen wollte);

und endlich, was heute hinzukommen muss:

5. *Mit besonderen Bauverhältnissen in seiner Substanz und in der des Kerns, der Art, dass die Substanzen beider im Wesentlichen aus Fäden und Zwischensubstanz zusammengesetzt sind.*

Dass die letztere Anordnung allen Zellen oder allen Lebenszuständen von Zellen zukommt, ist bis jetzt nicht erwiesen, und nur nach Analogie wahrscheinlich zu nennen.

Im ersten dieser Sätze bedarf der Ausdruck „abgegrenztes Klümpchen“ einer Erläuterung. Es sind bekanntlich nicht alle Zellen im Thierkörper von einander abgegrenzt, in vielen Geweben hängen sie zusammen.

Es besteht freilich auch andererseits kein Recht, für alle Zellen im Thierkörper den gegenseitigen Zusammenhang als Princip auf-

zustellen, wie dies Heitzmann wollte. Auch abgesehen von den freien Zellen des Blutes, der Lymphe, den Wanderzellen in den Geweben, sind auch die gewöhnlichen animalen Muskelzellen, ebenso die organischen, der Regel nach abgegrenzte Zellkörper; wo sie sich in Form von zusammenhängenden Geflechten, ohne Zellgrenzen, vorfinden [1]), ist das Ausnahmezustand. Bei vielen geschichteten Plattenepithelien ist allerdings der intercellulare Zusammenhang durch Brücken klar (s. oben, elftes Capitel); ob es bei allen Epithelien und Endothelien ebenso ist, weiss man nicht. Das Gleiche gilt für Drüsenzellen.

Dagegen ist wieder bei anderen Gewebsformen ein noch viel innigerer Zusammenhang der Zellen vorhanden, als der durch Intercellularbrücken. Bei Syncytien geht die Substanz einer Zelle in die der anderen über, ohne dass auch nur Intercellularlücken demonstrabel wären. Als ein einzelnes Beispiel solcher Fälle vom Wirbelthier (bei Wirbellosen lassen sich viele aufstellen) citire ich diejenigen Zelltapeten des Bindegewebes bei Wirbelthieren, in welchen kein Silbernitrat Zellgrenzen darzustellen vermag [2]), während solche an anderen, an wahren Endothelmembranen, vorhanden sind. Bei den Tapeten ersterer Art lässt sich nicht sagen, wo ein Zellenleib anfängt und der andere beginnt. [3]) Man könnte eine solche Tapete wohl selbst einen, sehr vielkernigen Zellenleib von sehr grosser Ausdehnung nennen. Es scheint aber naturgemässer, dies nicht zu thun, sondern von einzelnen Zellen in demselben zu reden, die mit einander in Continuität sind, und zwar aus dem Grunde, weil vielfach (nicht überall) in solchen Membranen um je einen Kern her eine Anhäufung oder Verdichtung, oder

---

1) Ich finde bei den Larven der Urodelen an bestimmten Gegenden (so am Mundboden, Kiemengerüst) quergestreifte Muskelfasern in Form sehr ausgedehnter, schöner, reichverästelter Flechtwerke, ohne Zellengrenzen, wie solche von den Herzmuskeln bekannt sind. Dies ist jedoch als der Ausnahmezustand zu betrachten oder als ein Beharren bei embryonalen Formen; der Regel nach besteht bekanntlich das quergestreifte Muskelgewebe aus vielkernigen, durch Sarkolemm abgeschlossenen Spindeln.

Ebenso besteht das organische Muskelgewebe aus einkernigen, meist spindelförmigen, stellenweise verästelten Zellenkörpern, die von einander abgegrenzt sind. (Wenn man das letztere nach Engelmann's Anschauungen über die Musculatur des Ureters in Zweifel ziehen sollte, so bietet den besten Gegenbeweis die Harnblase der Amphibien; hier giebt es Muskelfasern von Spindelform, die mit ihren beiden Enden in der Bindesubstanz aufhören, ohne mit anderen Muskelfasern in Berührung zu kommen. Eigene Untersuchung.)

2) Archiv f. mikr. Anat. Bd. XII, S. 391 ff., 421 ff., Taf. XVIII, Fig. 1, 2, 3.

3) Vielleicht ebenso beim Stäbchenepithel der gewundenen Nierencanäle; wenn dort eine Zellenabgrenzung nicht noch besser zu zeigen sein wird, als dies bis jetzt gelingt.

doch besondere Beschaffenheit der Zellsubstanz vorliegt, und also dadurch eine Eintheilung in Territorien zum Ausdruck gebracht wird, deren Centren durch je einen Zellkern bezeichnet zu sein pflegen. Es scheint mir nichts dagegen einwendbar, dass man ein solches Territorium „eine Zelle" nennt, auch wenn es nicht abgegrenzt ist, um so mehr, da man solche Abgrenzung an gleich benachbarten Stellen desselben Gewebes findet.

Nehme man nun noch hinzu, dass bei der ersten Theilung der Eizelle wirklich vollständige Abtrennungen der Theilungszellen von einander vorkommen. Bei der Furchung lebender Eier mancher Arten lässt sich direct sehen, dass die Segmente zeitweise in kugelrunder Form sich von einander abheben, an den Punkten der Berührung sich selbst etwas von einander entfernen können, oder doch nur mit einem Punkte jeder Kugelfläche mit einander tangiren, so dass an diesen Stellen gewiss keine dauernde Brücke zwischen ihnen ausgezogen bleibt; um sich dann später wieder zusammenzudrängen und aneinander abzuplatten.[1]) Wir wissen nicht, ob bei allen oder bei vielen der späteren Theilungen das Gleiche geschieht, eine temporäre Trennung stattfindet. So lange dies aber möglich bleibt, besteht auch die Annahme zu Recht, dass überall, wo sich im ausgewachsenen Gewebe Verbindungen von Zellkörpern finden, diese auf secundärer Wiederverbindung nach primärer Trennung beruhen können.

Und andererseits kann doch wieder Niemand behaupten, dass eine Abgrenzung von Zellenleibern, wo wir sie eben finden, direct von einer primären Trennung her datiren müsste. Wenn, wie es im Bindegewebe der Fall ist, die Zellen an den einen Orten sich als flächenhaft zusammenhängende Syncytien zeigen, an den anderen durch lineäre Silbergrenzen von einander abzumarken sind, an den dritten spindelförmige und verästelte Leiber sind, die sich durch dünne Ausläufer verbinden[2]), so können wir nach dem jetzigen Standpunkt der Histogenese noch nicht entscheiden, ob die letzteren beiden Formen aus der ersteren durch Abgrenzung und Localisirung entstanden sind, oder umgekehrt die erstere aus den letzteren durch Verschmelzung und Ueberwachsung.

Da die Sache hiermit so unsicher liegt, so kann die Frage, „ob gegenseitige Abgrenzung oder Zusammenhang der Zellkörper",

---

1) Ausser vielen anderen Erfahrungen über Eifurchung bei Wirbellosen kann ich dafür meine eigenen von Anodonta citiren (28).

2) Dass diese drei verschiedenen Formationen der Zellen im Bindegewebe, auch des erwachsenen Säugethieres, neben einander vorkommen, ist mir nach langer Untersuchung völlig sicher.



bei der Definition der Zelle und der Gewebe heute kein grundlegliches Princip abgeben.

Wenn ich daher das Wort „abgegrenzt“ in die obige Definition mit aufnahm, so habe ich ihm die Worte „oder räumlich centrirt“ hinzugefügt, um auszudrücken, dass auch ein Territorium von Zellsubstanz, ohne äussere bestimmte Abgrenzung, wohl als Zelle bezeichnet werden kann, wenn es nur irgendwie (durch physiologisches Verhalten oder durch die Lage des Kerns) als Territorium gekennzeichnet ist.

Der zweite Satz der Definition wird vielleicht Anstoss geben. Manche Histologen wollen den Kern nicht als wesentlich für den Charakter einer Zelle betrachten.[1]) Ich beabsichtige auch durchaus nicht, mit diesem Satz die Kernlosigkeit der Moneren zu ignoriren oder anzugreifen; ebenso wenig vernachlässige ich, dass es im Protistenreich und Pflanzenreich noch viele Organismenformen und Keimformen von Organismen giebt, die keinen als Kern zu bezeichnenden Innentheil erkennen lassen und die sich auch nach anderen Charakteren nicht direct mit Zellen im Sinne der obigen Definition vergleichen lassen.

Aber jene Definition soll ja auch an sich nicht alle Formen des organischen Lebens in sich fassen, sondern soll eine Hauptform von Elementarorganismen kennzeichnen, welche, wie es klar vor Augen liegt, sämmtliche complicirt gebauten Thier- und Pflanzenleiber consituirt, deren Stoffwechsel durch ihre Leiber gehen lässt, thätig ist bei der Production ihrer Stützsubstanzen: und was fast das Wichtigste bleibt, ein Wesen dieser Art erzeugt durch Theilung der complicirt gebauten Körper.

Auf diese Form von Elementarwesen passt die Definition, die hier von der Zelle gegeben wurde; es kann uns darin nicht stören, dass es andere lebendige Wesen giebt, auf welche sie nicht passt.

Auf die Zellen der complicirt gebauten Thierkörper[2]) passt dann aber auch der jetzt in Rede stehende Satz 2. Denn wir kennen mit Sicherheit keine Zellenart im Thierkörper, welche, unter Besitz und Ausübung der übrigen erwähnten Eigenschaften und Functionen, kernlos wäre oder es stets gewesen wäre. Die rothen Blutscheiben der Säugethiere und die kernlosen Hornzellen der Epidermis und der Haare, sowie kernlos werdende Zellenarten der Pflanzen, bilden davon nur scheinbare Ausnahmen; denn Jeder

---

1) Vergl. z. B. Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben, S. 6.

2) Und jedenfalls doch auch auf die meisten Formtypen des Protistenreiches.

weiss, dass sie aus kernhaltigen Zellen hervorgegangen sind und in ihren Jugendzuständen Kerne besassen.

Aber auch dieser Satz 2 ist nur ein Ausdruck für den jetzigen Stand des Wissens, ganz ebenso, wie in seiner Art der Satz: „Omnis cellula e cellula." Es ist vollkommen möglich, aber bis jetzt nicht erwiesen, dass es eine freie Kernbildung giebt und ebenso, dass es eine freie Zellbildung (als Generatio spontanea) giebt. Sobald die erstere nachgewiesen wäre, sobald es also auch sicher kernlose Zustände von Zellen gäbe, nicht blos bei Ausnahmefällen von ganz besonderer Function oder Decrepidität, wie es die rothen Blutzellen der Säuger oder die Hornzellen sind, sondern auch der Regel nach bei anderen Geweben, dann würde es fraglich scheinen, ob man den Kern in der Zelldefinition noch belassen soll. Zulässig schiene mir dies auch in dem Falle, dass sein Fehlen sich wirklich für noch mehr Fälle constatiren liesse, als jetzt vorliegen. Jene Fälle würden den kernhaltigen Zellen gegenüber doch immer nur die Ausnahme oder den Ausnahmezustand bilden. Und wenn wir auch über die Function des Kerns keine Sicherheit haben, die eigenthümliche Hartnäckigkeit — sit venia verbo — mit welcher er in der Zelle vorzukommen pflegt, zwingt doch zu dem Gedanken, dass er in ihrem physiologischen Wesen etwas Wichtiges zu bedeuten haben muss.

Dass der Kern ein Fortpflanzungsorgan der Zelle sei, ist lange und vielfach geglaubt worden, ist, wie die jetzige Literatur zeigt, durch die neuen überraschenden Erfahrungen über die Karyokinese Vielen besonders plausibel geworden, und bleibt heute noch so möglich wie je; beweisen aber lässt es sich heute nicht. Es wird im dritten Abschnitt meine Aufgabe sein zu untersuchen, was sich für und was gegen diese Rolle des Kerns vorbringen lässt.

Dass man ein Ding, welches der gegebenen Definition entspricht, noch immer Cellula nennt, ist an sich so unlogisch, so vielfach und mit so grossem Recht beklagt, dass ich mich auf die Geschichte dieser Klagen und der Verbesserungsversuche wohl nicht einlassen brauche. Auf das Wesen der Sache passt am besten Brücke's Ausdruck Elementarorganismus; Alle sind aber wohl darüber einig, dass er zu unbequem ist. Am liebsten würde ich, der Bezeichnungsweise Haeckel's [1]) folgend, das Wort „Zellen" durch

1) Haeckel, Generelle Morphologie 1866, S. 275. Wenn man diese in kernlose und kernhaltige eintheilen und dafür Namen schaffen will, so würden mir allerdings die, welche Haeckel damals aufstellte, nicht ganz zusagen: Cytodae (kernlose) und Cellulae (kernhaltige). Denn sie beziehen sich ja nicht



„Plastiden“ ersetzen. So lange sich aber der Sprachgebrauch so sehr wie jetzt gegen das Aufgeben des Namens Zelle sträubt, und so lange er mächtiger bleibt wie alle vernünftige Terminologie, wird man sich ihm am besten fügen, wie HAECKEL selbst dies gethan hat.

VIERZEHNTES CAPITEL.

Ueber das Wort Protoplasma und die Terminologie für die Zellstructuren.

Wenn man damit einverstanden ist, wie es dem jetzigen Gebrauch entsprechend und bequem ist, das Wort Zelle unter etwa der obigen Definition weiter zu benutzen, so ergiebt sich weiter die Frage, wie wir die differenten Substanzen in der Zelle benennen wollen.

Der Vorschlag KUPFFER's (63), die zu Fäden geformte Substanz Protoplasma, die Zwischenmasse Paraplasma zu nennen, beansprucht hier das nächste historische Recht, und ich stelle ihn deshalb voran.

Ich kann aber nicht verhehlen, dass ich aus den Gründen, die alsbald zur Erwähnung kommen, es vorziehen würde, rein morphologische Namen zu wählen: ich würde am liebsten einfach die Ausdrücke Fäden, Fila [1]), und Zwischenmasse, Interfilarmasse, nehmen, die ich oben gelegentlich schon gebraucht habe. — Dabei ist als selbstverständlich festzuhalten, dass ich Dinge specifischer Art, wie sie als Stoffwechselproducte oder als Eindringlinge in den Zellen vorkommen, Fetttropfen, Körner verschiedener Arten, Vacuolen, Gasbläschen, nicht etwa mit zur Interfilarmasse rechnen [2]),

---

auf den Kern, auf den es bei der Unterscheidung ankommt, sondern auf die Hülle, die dabei nicht in Frage ist und bei beiden Arten fehlen oder existiren kann. Man könnte deshalb lieber ganz wörtlich die Plastiden oder Elementarorganismen in Karyota (kernhaltige) und Akaryota (kernlose) eintheilen, falls eine solche Unterscheidung nöthig befunden wird.

1) Will man graecisiren, so würde ich für das Fadenwerk den Ausdruck Mitom (μίτωμα, von μίτος, Faden, μιτόω), für die Zwischenmasse Paramitom empfehlen.

2) Wie sie auch KUPFFER jedenfalls nicht zum Paraplasma hat rechnen wollen.

sondern als Producte und Einschlüsse besonderer Art bezeichnen würde.

Die Verwendung des Wortes Protoplasma ist heutzutage eine so unbestimmte und schrankenlose geworden, dass man sich mit Recht fragen kann, ob durch seinen jetzigen Gebrauch wirklich Nutzen und nicht viel mehr Verwirrung gestiftet wird.

Für die Einen bedeutet Protoplasma überhaupt jede lebende und wirkende Substanz, also auch die ganze Substanz der Zelle, einschliesslich des Kerns, abzüglich der Membran, wo es eine giebt. — Für die Anderen bedeutet es die Substanz der Zelle, abzüglich der Membran und des Kerns. — Für wieder Andere gilt der Name Protoplasma nicht mehr für die Substanz solcher Zellen, die irgend welche specifische Beschaffenheit bekommen haben, — wobei es offenbar äusserst schwer bleibt, die Grenze zu bestimmen, mit der man dies anfangen lassen will.[1])

Denn sobald man sich nur überhaupt auf die Frage einlässt, ob diese oder jene Substanz „noch Protoplasma sei oder es nicht mehr sei“, so hat man sich damit schon auf schwankenden Boden begeben, einfach deshalb, weil Niemand bestimmt sagen kann, was Protoplasma ist.[2])

Man weiss hinreichend, dass es keine bestimmte, überall gleiche Substanz ist, und jeder Histologe muss schon aus den verschiedenen chemischen Leistungen der Zellen den Schluss ziehen, dass die Substanz der einen Zellenart chemisch anders beschaffen ist, als die der anderen. Man weiss, dass „Protoplasma“ keineswegs „lebendes Eiweiss“ ist, dass es nicht als eine bestimmte chemische Verbindung betrachtet werden kann, dass es heutzutage ganz unberechtigt ist, von „Protoplasmamolekeln“ in wirklich chemischem

---

1) Einen Beleg finde ich gerade in Kupffer's Aufsatz (68, S. 240). Er sagt: „Es fällt Niemandem ein, die specifische Substanz der Muskelzellen, der Bindegewebszellen, der Knorpelzellen, der rothen Blutkörperchen, der verhornten Epithelzellen, der Linsenfasern, der Zellen der Schleimdrüsen u. s. w. als Protoplasma aufzufassen.“ In der Schule, in welcher ich gewesen bin, wurde wenigstens die Substanz der Knorpelzellen, der Bindegewebszellen, der rothen Blutkörperchen ruhig Protoplasma genannt und dieser Gebrauch ist, wie die Literatur zeigt, auch heute sehr verbreitet.

2) Wenn man Protoplasma in dem oben zuerst genannten weitesten Sinne, „lebende und wirkende Substanz“, fasst, so ist das allerdings eine Definition, aber eine so weite, dass sie für den speciellen Fall nichts hilft. Dann müsste man nothwendig auch die Substanz einer rothen Blutzelle, Bindegewebszelle, Drüsenzelle, Muskelzelle, ja auch einer Hornepithelzelle, so lange sie noch nicht ganz verhornt ist, Protoplasma nennen, und ebenso die Substanz der Kerne dieser Zellen, denn Alles dieses ist lebend und wirkend. Ja auch die Intercellularsubstanzen „leben“, in so weit sie einen Stoffwechsel haben.

Sinne zu reden.[1]) Der Beleg dafür ist aus den neueren betreffenden chemischen Arbeiten leicht zu gewinnen, vor Allem aus den Untersuchungen von J. Reinke und H. Rodewald (77), welche für das Protoplasma von Aethalium septicum zeigen, dass es „ein Gemenge aus vielen verschiedenen Verbindungen ist, dessen einzelne Bestandtheile einem ununterbrochenen Wechsel unterworfen sind" (Reinke a. a. O., S. 53). Wenn eine reine chemische Analyse der Substanz der meisten Zellenarten auch noch aussteht und uns kaum möglich erscheint, so wird man es doch sehr glaublich finden müssen, dass die Substanz von thierischen und pflanzlichen Zellen, welche die mannigfachsten und verschiedensten chemischen Functionen besitzen, mindestens ebenso different zusammengesetzt sein wird, wie die Substanz der Plasmodien von Aethalium septicum.

Es ist selbstverständlich, dass man sich trotz alledem in letzter Instanz — um einen Ausdruck Strasburger's zu brauchen[2]) — „die Moleküle als Träger der specifischen Eigenschaften jeder Zellsubstanz vorzustellen hat." Nur müssen das nicht „Protoplasmamoleküle oder Plastidule" im Sinne von Haeckel und Elsberg, von unter sich gleicher Beschaffenheit sein[3]), sondern es können die

---

1) Haeckel (44, S. 35) sagte vor 6 Jahren: „Die Plasson-Moleküle oder Plastidule besitzen zunächst alle die Eigenschaften, welche die Physik den hypothetischen Molekülen oder den „zusammengesetzten Atomen" überhaupt zuschreibt. Mithin ist ein jedes Plastidul nicht weiter in kleinere Plastidule zerlegbar, sondern kann nur noch in seine constituirenden Atome zerlegt werden, und zwar in Atome der fünf vorher genannten Elemente (Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff, Schwefel)." Alles das ist rein hypothetisch, und diese Hypothese wird durch nichts postulirt oder wahrscheinlich gemacht, sie wird vielmehr unwahrscheinlich durch die oben angeführten chemischen Erfahrungen.

Ein Protoplasmafaden von beispielsweise 0,5 μ Dicke oder weniger braucht nicht aus einer Art Molekeln zu bestehen, sondern kann in sich mehrere oder viele verschiedene Arten von solchen neben einander enthalten, d. h. aus verschiedenen chemischen Verbindungen constituirt sein. Die bisherigen Versuche zur Bestimmung der Raumgrösse von Molekeln, unsicher und schätzungsweise, wie sie sind, lassen für die letztere Annahme vollen Spielraum.

2) 87, S. 438.

3) Strasburger spricht sich a. a. O. für die Anschauung aus, dass Protoplasmamolekeln existiren, die allerdings, wie er nicht unbemerkt lässt, „als Einheiten von sehr zusammengesetztem Bau aufgefasst werden müssten"; und führt als Beleg dafür, dass solche Plastidulen die Träger der specifischen Eigenschaften des Plasma seien, die Thatsache an, dass aus einem Plasmodium eine unbestimmte, bald grössere, bald kleinere Zahl von Fruchtkörpern angelegt werden kann.

Diese Thatsache beweist, was sich auch aus vielem Anderen ergiebt, dass ein kleineres Stückchen Substanz ebenso gut wie ein grösseres im Stande sein kann, bestimmte Eigenschaften zu übertragen. Sie beweist aber durchaus nicht,

verschiedenartigen Molekeln der vielen verschiedenen Verbindungen sein, welche die Substanz der Fäden und ihrer Zwischenmasse constituiren; Verbindungen, die in jeder besonderen Zellenart, in jeder besonderen Zelle, in jedem Fadenabschnitt auch eigen gruppirt sein können, damit wieder eigene Formen und Anordnungen des Fadenwerks bedingen können, und somit nicht allein chemisch, sondern auch morphologisch die Grundlage des specifischen Zellencharakters bilden können.

Wenn nun bei solcher Sachlage, bei dieser Unsicherheit des Begriffs Protoplasma, jetzt nach Kupffer's Vorschlag dieser Name auf die Fädensubstanz in den Zellen übertragen, und die Nebensubstanz Paraplasma genannt werden soll, so wird man darauf gefasst sein müssen, dass mit dieser Revolution der einmal gangbaren Ausdrucksweise auch zunächst viele Verwirrungen und Missverständnisse bedingt sein werden. Diejenigen, welche sich gewöhnt hatten, unter Protoplasma den ganzen fungirenden Körper jeder lebenden Zelle zu verstehen, würden diesen Gebrauch ganz abzustellen haben. Wer Protoplasma als identisch setzt mit „lebender und wirkender Substanz", würde leicht dazu gelangen, nur den Fäden diesen Charakter zuzuschreiben, das Paraplasma aber ganz als todte Nebenmasse zu betrachten. Das geht aber doch nicht ohne Weiteres an. Denn wenn es auch eine Hypothese von Wahrscheinlichkeit ist, dass in den Fäden die wesentlichen Kräfte ihren Ort haben, auf denen das Leben beruht, so bleibt es doch auch dann die Frage, ob diese Kräfte entwickelt werden können ohne Beisein des Paraplasma's, ob und inwieweit dieses betheiligt ist; es wäre also voreilig, ihm die „Lebendigkeit" von vornherein überhaupt abzusprechen.

Da wir doch das Leben nicht anders auffassen können, wie als ein Spiel von physikalisch-chemischen Vorgängen, so ist nicht einzusehen, weshalb man in der Zelle dieses Spiel gerade allein an die geformten Fäden gebunden denken und der Zwischenmasse gar keinen Antheil daran zugestehen muss.

Diese Bemerkungen sollen auch selbst den Fall mit betreffen, dass das Paraplasma in allen oder vielen Fällen ganz oder theilweise flüssig sein sollte. Wenn man „Leben" so auffasst, wie es hier oben geschah, und wie es jeder heutige Naturforscher fassen soll, so ist auch nicht einzusehen, weshalb nicht ein Theil der Vorgänge, aus denen es sich zusammensetzt, in tropfbaren Flüssig-

---

dass unter sich gleiche Protoplasmamolekeln existiren. Denn das kleine Substanzstückchen kann trotz seiner Kleinheit aus sehr verschiedenartigen Molekeln und Molekelgruppen bestehen.



keiten verlaufen oder an solche gebunden sein soll. Gesetzt, das Paraplasma sei flüssig; soll man dann z. B. die Diffusionsvorgänge, die zwischen ihm und dem Protoplasma stattfinden, nicht zu den Lebensvorgängen rechnen? Da sie doch vielleicht unbedingt nöthig sein mögen, um den Protoplasmafäden wieder zu anderen Lebensäusserungen zu verhelfen.

Ich möchte des Beispiels halber fragen, ob man das strömende Blut im Ganzen lebendig oder todt nennen will? Die Antwort wird wohl meist im ersteren Sinne ausfallen, wer aber genauer ist, wird vielleicht sagen, die Blutkörperchen seien lebendig, das Blutplasma sei unbelebt. Aber die ersteren können ihre physiologischen Leistungen dauernd nur äussern, wenn sie von Blutplasma umgeben sind. Ferner eine rothe Blutscheibe, wie jede Zelle, besteht aus fester Substanz und aus durchtränkender Flüssigkeit. Letztere Flüssigkeit kann mit dem gleichen Grund und Recht unbelebt genannt werden, wie das Blutplasma. In jedem einzelnen Faden der Zellsubstanz giebt es wieder geformte Substanz und durchtränkende Flüssigkeit, für diese gilt im Kleineren wieder dasselbe. Auf diesem Wege langen wir schliesslich bei den chemischen Körpern an, aus denen beide Substanzen bestehen, bei ihren Molekeln und Atomen, bei der philosophischen Frage, ob man diese beseelt nennen soll oder nicht, und bei der Thatsache, dass die Worte „belebt" und „unbelebt" nichts weiter als Worte sind.

Wenn man aber diese Worte einmal als Lückenbüsser in der Wissenschaft verwenden muss, so dürfen sie doch keinen determinirenden Werth beanspruchen. Es geht nicht an, das Leben mit irgend einem Aggregatzustand oder Consistenzgrad anfangen zu lassen, noch dazu, wenn man gar nicht bestimmt sagen kann, welcher es ist.

Aus diesen Gründen scheint es mir nicht logisch, die Interfilarsubstanz oder Theile derselben, auch für den Fall, dass sie flüssig sind, unbelebt zu nennen; das, was „lebt", bleibt einstweilen für uns der ganze Zellenleib.

Deshalb also kann man Bedenken tragen, jetzt auf die Fäden in der Zellsubstanz allein den Namen Protoplasma anzuwenden. Denn es würde der urwüchsige Klang, den das Wort Protoplasma einmal besitzt, immer wieder dazu verführen, ihm und nur immer wieder ihm alle die Kräfte zu reserviren, deren Summe man Leben nennt.

Ferner würde die falsche Vorstellung, dass „Protoplasma" überall eine gleiche oder doch nahezu gleichbeschaffene Substanz sei, durch die KUPFFER'sche Bezeichnungsweise keine Aussicht auf Abschaffung

erhalten, sie würde eben nur von der ganzen Zellsubstanz auf die Fäden übertragen werden.

Ich glaube demnach, dass eine Einführung der Ausdrücke Protoplasma und Paraplasma in dem eben gedachten Sinne, wenn sie auch von Allen, die in diesen Fragen arbeiten, vereinbart würde, zunächst manche Schwierigkeit und Irrung anbahnen könnte. Und ich meine, wir sollten uns die gute Gelegenheit nicht entgehen lassen, in unserer Terminologie gleich gründlich zu räumen, indem wir mit dem Worte Protoplasma alle Confusion, die daran hängt, vollständig über Bord würfen.

Der Anfang zu einer bestimmten und rationellen Ausdrucksweise wird jedenfalls dadurch zu machen sein, dass man consequent daran festhält, nach dem Vorgange mehrerer Autoren (Brücke, Stricker, Toldt und Anderer) die Gesammtsubstanz der Zelle (mit Ausschluss des Kerns und, wo vorhanden, der Membran) nicht mehr Protoplasma zu nennen, sondern Zellsubstanz, Zellkörper oder Zellenleib, was ich hier durchweg gethan habe. Damit wird dann wenigstens dem falschen, immer noch verbreiteten Glauben nicht weiter Vorschub geleistet, dass diese Substanz des Zellkörpers eine morphologisch homogene Masse sei.

Wie die differenten Theile dieser Masse, die Fäden und ihre Zwischensubstanz, zu benennen sein werden, ob mit den Ausdrücken Kupffer's als Proto- und Paraplasma, oder mit den von mir vorgeschlagenen Namen Mitom und Paramitom (oben, Anfang dieses Capitels), oder in noch anderer und besserer Weise, das wird am besten dem Sprachgebrauch zu überlassen sein, der sich im Laufe der weiteren Arbeit herausbildet. Die Arbeit ist das beste Scrutinium für solche Dinge, sie wird sich die zweckmässigsten und bequemsten Namen aneignen, und ich werde ihre Entscheidung abwarten und befolgen.

Vielleicht wird man erwarten, dass ich an diesem Ort noch besonders Stellung zu dem nehme, was man vielfach „die Protoplasmatheorie“ zu nennen pflegt. Nach dem auf den letzten Blättern Gesagten scheint mir das eigentlich nicht nöthig, jedenfalls wenig wichtig. Die sogenannte Protoplasmatheorie besagt, wenn man ihr auf den Grund geht, nichts weiter, als was sich kurz in folgenden Satz fassen lässt: „alles Leben und alle organische Form ist gebunden an eine Substanz, die Protoplasma heissen soll, und ist ihr Produkt.“ Wenn dies dem Wesen nach richtig ist und wenn, wie

wahrscheinlich [1]), die Production aller Intercellularsubstanz von formativen oder sonstigen Thätigkeiten der Zellsubstanz abhängig ist, so ist jener Satz nichts Anderes als der Ausdruck einer vorliegenden, bis jetzt unverständlichen Thatsache. Eine wahre Theorie aber ist er nicht, denn er erklärt nicht im Mindesten die Vorgänge selbst in wirklich befriedigender physikalischer Weise.

Mag man nun den Satz als Theorie bezeichnen wollen oder nicht, jedenfalls kann er und kann das Wort Protoplasma überhaupt uns für die weiteren Fortschritte der Biologie nicht so viel leisten, dass es berechtigt wäre, ihnen einen besonderen Werth beizulegen und einen besonderen Cultus mit ihnen zu treiben.

Denn wenn ich für „Protoplasma" eine kurze Definition geben soll, so weiss ich keine bessere zu finden — und Jeder wird wohl in der gleichen Lage sein — als die, mit welcher KOLLMANN seinen oben erwähnten Aufsatz einleitet: „Protoplasma ist lebendige Materie". Man wird wohl passend noch hinzusetzen können, dass diese Materie zum grossen Theil aus Eiweissverbindungen besteht und dass es diese sind, in denen und in deren Umsetzungen offenbar die wesentlichsten Lebenserscheinungen bedingt liegen. Dass das Protoplasma zur inneren und äusseren Formveränderung befähigt, also nach dem gebräuchlichen Ausdruck contractil ist, kann mit erwähnt werden, darf aber keinen Hauptpunkt in der Definition bilden, da wir durchaus nicht wissen, ob Alles, was man Protoplasma nennt, dieses Vermögen besitzt.

Wenn man nun hierzu den weiteren Satz fügt: „Alles Leben und alle organische Form ist an so beschaffene Substanz gebunden", und damit in nuce Alles sagt, was die sogenannte Protoplasmatheorie besagt, so ist das keine besondere Errungenschaft, sondern eine petitio principii. „Das Lebendige lebt und formt sich stets auf Grund von lebendiger Materie!" Ist ein solcher Satz es werth, dass man ihn eine Theorie nennt?

Wir wollen möglichst weit zu erklären und zu verstehen suchen,

---

1) Bekanntlich wird von manchen Histologen auch die intercellulare, von den Zellkörpern unabhängige Entstehung solcher Substanzen vertreten, so RANVIER (75), KOLLMANN (59), und zwar mit so guten Gründen, dass eine blosse Abweisung dieser Ansicht nicht gestattet sein kann. Immerhin würde, auch unter Voraussetzung einer intercellularen Bildung von Fibrillen oder sonstigen Substanzen, eine Mitwirkung der Zellen bei ihrer Production in irgend welcher Art denkbar bleiben. — Ich habe hier nicht die Aufgabe, näher auf diese Frage einzugehen, noch auf die von STRICKER und seiner Schule jüngst vertretenen Anschauungen, welche andererseits eine völlige Verwischung der morphologischen Grenze zwischen Zelle und Intercellularsubstanz in sich schliessen würden. (Vergl. STRICKER, Mittheilung über Zellen und Grundsubstanzen. Wien. med. Jahrbücher 1881).

was Leben ist, und wir sind dabei, Dank der Arbeit und den Gedanken unserer Vorgänger, längst der vitalistischen Anschauungen ledig geworden und in der Lage, das Leben nur noch nach chemischen und physikalischen Principien zu beurtheilen und aufzusuchen. Jener Satz aber würde den Vitalismus nicht bestreiten, sondern ihm wieder die Thür öffnen, indem er die Lebenskraft im Miniaturformat des Zellprotoplasma's von Neuem auftreten lässt.

Hierzu kommt die Schwierigkeit, die kurz zuvor berührt wurde, in morphologischem wie im chemischen Sinne zu bestimmen, was man im speciellen Falle Protoplasma nennen will, wenn dieses identisch sein soll mit „lebender Substanz." Ist es in irgend einem gegebenen Fall der ganze Zellkörper, oder sind es die Fäden darin? Ich wähle zwei Beispiele: gesetzt, man will in einer Leberzelle die Fäden allein, wie es den Intentionen KUPFFER's entspricht, Protoplasma oder lebende Substanz nennen. Nehmen wir nun eine kriechende farblose Blutzelle; nach jetzigem allgemeinen Gebrauch nennt man ihren ganzen beweglichen Leib Protoplasma. Dies müsste aber gegenüber der Leberzelle abgeschafft werden, denn im Leibe der kriechenden Zelle sind, beim Flusskrebs deutlich genug, Fadenwerke zu sehen und eine andere, blassere Substanz daneben. Wenn dort bei der Leberzelle die Fäden allein das Protoplasma sein sollen, müssen sie es auch hier sein.

Will man aber andererseits im Anschluss an die bisher gebräuchlichste Ausdrucksweise in allen Fällen den ganzen Zellenleib lebendes Protoplasma nennen, so begiebt man sich wieder in die Gefahr, Dinge mit hinein zu begreifen, die vielleicht doch nicht mit „leben." Denn, wie ich oben berührt habe, wir sind noch gar nicht darüber unterrichtet, ob und in wie weit die Interfilarmasse oder das Paraplasma an den Vorgängen, die Leben genannt werden, betheiligt ist; es kann sogar sein, dass sie es in den einen Zellenarten ist und in den anderen nicht.

Nach alledem und gewiss noch manchem Anderen würde es mir geradezu als eine Erleichterung der biologischen Arbeit erscheinen, wenn man sich nach und nach gewöhnen wollte, den Ausdruck Protoplasma überhaupt aufzugeben. Man wird sich dazu schwer entschliessen, denn das Wort wird stets Dank und Pietät dafür zu beanspruchen haben, dass es bisher mit als Träger für zwei grosse und folgenreiche Ideen gedient hat. Für die eine, dass das Leben des Organismus ein Product aus dem Leben seiner constituirenden Zellen ist; für die andere, dass das Auftreten des organischen Lebens auf der Erde auf eine Generatio spontanea dieses „Urbildungsstoffes" mit Wahrscheinlichkeit bezogen werden kann. — Aber man kann sich diesen beiden Ideen so vollständig

anschliessen, wie ich es thue, und doch finden, dass man deshalb ein Wort nicht weiter benutzen braucht, das mit ihnen in keinem nothwendigen Connex steht und das anderweitig mehr Unklarheit als Nutzen stiftet.

Will man es aber weiter brauchen, dann wird zu verlangen sein, dass zuvor auch vollkommen klar definirt wird, was man darunter verstehen will.

Als unzweckmässig muss es jedenfalls erscheinen, dass man den Ausdruck Protoplasma auch für die geformte Substanz im Kern gebraucht. Jeder Histologe weiss oder könnte wissen, dass diese Substanz schon durch ihren Nucleingehalt chemisch differirt von dem Zellkörper und seiner Fädensubstanz, und selbst wenn man sich das Nuclein von den Kernstructuren subtrahirt denkt, wissen wir nicht, ob der Rest chemisch mit den Fäden in der Zellsubstanz übereinkommt. Es kann aber nichts nützen, nur schaden, dass man verschiedene Substanzen, deren Verschiedenheit und differente Leistung gerade Gegenstand der Forschung sein soll, mit einem und demselben Namen „Protoplasma" belegt, und ich schlage also vor, diesen für den Kern oder für Bestandtheile desselben in jedem Fall zu vermeiden.

ZWEITER ABSCHNITT.

Kern.

FÜNFZEHNTES CAPITEL.

Dié folgende sachliche Beschreibung der allgemeinen Eigenschaften des Zellkerns wird wesentlich auf Grundlage eigener Untersuchung gegeben, da ich seit 6 Jahren den Gegenstand intensiv bearbeitet, sicher lebendige Zellkerne und besonders günstige Arten von solchen verwandt, aber auch möglichst viele und verschiedene andere Arten verglichen habe. Auf die Literatur werde ich deshalb in dieser Beschreibung nur dort eingehen, wo ich Angaben Anderer zu benutzen oder zu bestreiten habe, dafür aber eine historisch geordnete, vollständige, aber kurze Literaturbesprechung am Schluss des Abschnitts folgen lassen.

Die wesentlichsten der Anschauungen, welche im Folgenden vorgelegt sind, habe ich vorläufig und kurz schon vor 4 Jahren hingestellt (29, S. 356 ff.).

Eigenartiges Wesen des Kerns gegenüber der Zellsubstanz. — Vorkommen.

Der Zellkern zeichnet sich in und von der Zellsubstanz als ein von ihr verschiedener Theil in mehrfacher Weise ab.

In den meisten Fällen schon optisch in der lebenden Zelle, indem seine geformte Substanz, meistens wenigstens, um etwas stärker lichtbrechend ist als die der Zelle, und indem damit sein Contour, seine Innenstructuren und Nucleolen deutlich, wenn auch meistens blass, erkennbar sind.

Dies ist, wie gesagt, nicht bei allen Zellenarten der Fall. Einzelne sind bekannt und man wird wohl noch viel mehr kennen lernen, in denen die Kerne im lebenden oder überlebenden Zustand nicht sichtbar sind. Solche bis jetzt bekannte Fälle sind die sämmtlichen Zellkerne der Hornhaut des Auges, der Linse, die Kerne des Oberflächenepithels an einzelnen Stellen der Urodelenlarven (Kiemenblätter, Mundbodenplatte des Kiemengerüstes), Kerne des Harnblasenepithels bei Salamandra u. A. in stark ausgespanntem Zustand. Es sind hier auch zu nennen die Kerne rother Blutzellen, welche bekanntlich, z. B. beim Frosch, im ganz frisch lebendigen Zustand der Blutzelle kaum zu erkennen sind, nach und nach deutlicher werden. Ausserdem ist es eine leicht zu erkennende und wohl vielbekannte Thatsache, dass an vielen Zellen der verschiedensten Thiergewebe, die man unter Lebensbedingungen oder mit möglichst indifferenten Zusätzen betrachtet, die Kerne im Anfang der Beobachtung viel weniger deutlich sind, als sie es nachher werden. Es wird aber auch wohl hinreichend bekannt sein, dass schon Zusätze, wie die sogenannte physiologische Kochsalzlösung von 0,6 p. c., hier gleich von Anfang so wirken, dass sie die Kerne scharf sichtbar machen.

Aus der Unsichtbarkeit eines Kerns in der lebenden Zelle darf man natürlich nicht schon schliessen, dass er in diesem Zustand nicht vorhanden sei. Im Gegentheil zeigt ja in allen den vorher angeführten Fällen der Zusatz eines Tröpfchens verdünnter Säure (oder oft auch nur Kochsalzlösung) das Gegentheil, indem die vorher unsichtbaren Kerne jetzt momentan erscheinen und sich gerade so ausnehmen, wie Kerne anderer Gewebe, welche auch lebendig schon sichtbar waren, nach Säurezusatz erscheinen. Ich erwähne diesen Punkt nur, weil auch neuerdings, auf solche Unsichtbarkeit oder Undeutlichkeit des Kerns im lebenden Object hin, von Kernlosigkeit bei verschiedenen Zellenarten gesprochen worden ist. So hat Arndt (s. 1) die alte Ansicht Moleschott's (82), dass die rothen Blutkörperchen des Frosches kernlos seien, vor Kurzem wieder vertreten und für sämmtliche Amphibien und auch Reptilien aufgestellt [1]) (a. a. O. S. 19). Die Kerne sollen sich in ihnen erst post mortem oder imminente morte bilden. Es ist nicht zu bestreiten und wohl auch hinreichend bekannt, dass die Kerne der ganz frisch entnommenen rothen Frosch-

1) Obrastzow (83) hat gleiche Anschauungen über die Hämatoblasten der Säugethiere ausgesprochen. Ueber die Kerntheilungen im Knochenmark, deren Bilder von Obrastzow vielfach als Kernneubildungen aufgefasst worden sind, vergl. im dritten Abschnitt.

blutzellen so gut wie gar nicht erkennbar sind; da sie aber ein Tropfen Säure oder Anderes sofort zur Erscheinung bringt, so hätte schon das vor ihrer Ableugnung warnen können. Man kann aber in sicher lebendigen Amphibienblutzellen sehr wohl die Kerne sehen, wenn man nur gute starke Systeme und vor Allem gutes Licht dazu benutzt.

In den Gefässen der frisch abgeschnittenen Kiemenbüsche bei Salamanderlarven z. B., oder denen des frisch abgeschnittenen Kiemenblattes, oder in den Schwanzgefässen des ganz intacten, nicht einmal curarisirten Thieres [1]), oder in den Gefässen der Harnblase des erwachsenen Salamanders [2]) kann man genug rothe Blutzellen finden (in letzteren zwei Objecten natürlich an Stellen, wo der Fluss zeitweilig stockt und die Zellen zur Ruhe kommen), die gut von der Fläche liegen; man sieht da mit Hartnack Imm. 9 oder Seibert Ocl. $^1/_{12}$ recht gut die Kerne als blasse, helle Flecke in der farbigen Scheibe. Solche Zellen befinden sich doch gewiss unter noch vitaleren Bedingungen, als die im entnommenen Blutpräparat, und sie haben Kerne.

Ferner muss ich hier auf die Meinung Frommann's zurückkommen, die schon im ersten Abschnitt kurz besprochen ist (**40, 41, 43**). Er beschreibt richtig, dass unter den Zellen des Blutes von Astacus fluviatilis manche getroffen werden, die ohne Kern erscheinen, und giebt (43, S. 19) das Gleiche für Rachenepithelzellen des Salamanders an. Die Beobachtung erkenne ich an, die Deutung nicht, denn bei Essigsäurezusatz vermisse ich den Kern in keiner Zelle des Krebsblutes oder des betreffenden Epithels, und zwar dies momentan nach dem Zusatz. Frommann schildert das Auftreten von Kernen in den vorher kernlos scheinenden Elementen des Krebsblutes, wie es im entnommenen Blutpräparat theils spontan, theils unter Wirkung elektrischer Ströme erfolgt, und fasst es als eine „Bildung" von Kernen auf; aber es lässt sich dies mindestens ebenso gut auffassen als ein Hervortreten von Kernen, die vorher schon angelegt und nur so blass waren, dass man sie nicht sah. Es braucht dafür nur immer wieder auf die lebend unsichtbaren Kerne im Epithel der Kiemenblätter bei den Salamanderlarven und im Hautepithel der Schwanzflosse bei Tritonlarven zu verwiesen zu werden [3]), an deren vitaler Existenz kein vernünftiger Zweifel aufkommen kann.

Es lässt sich bei alledem nicht sicher behaupten, dass alle

---

1) Die Behandlung s. **29**, S. 306.

2) **28 a**, S. 696 ff.

3) **33**, sowie: Peremeschko, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1878, Nr. 30.

Leukocyten Kerne haben. Wie bekannt, giebt es bei Vertebraten sehr kleine Formen von solchen, die besonders reichlich unter den Zellenmassen der Lymphknoten und Follikel vorkommen, aber auch verstreut in den Körpersäften. Bei der Mehrzahl dieser kleinen Zellen kann man zwar leicht feststellen [1]), dass sie aus einem dünnen Mantel von Zellsubstanz und einem Zellkern bestehen, und bis jetzt sind mir (NB. bei guten Tinctionen!) keine Fälle vorgekommen, wo sich ein solches Zellchen sicher kernlos gefunden hätte, dagegen viele andere Fälle, wo die Zellsubstanz so geringfügig ist, dass man fast von „freien Kernen" reden kann. Letztere Fälle sind auch bei grösseren Leukocyten (Amphibien, vergl. 29, Fig. 13b, 14e) nicht selten und hier natürlich viel deutlicher. Es wäre aber voreilig, Fälle von wirklicher Kernlosigkeit hier deshalb ganz auszuschliessen, weil mir bei allem Suchen noch keine vorgekommen sind. Hier soll nur constatirt werden, dass die ungeheure Mehrzahl der Leukocyten, insbesondere alle mittelgrossen Formen derselben, bei Wirbelthieren und auch Wirbellosen ganz sicher Kerne besitzen, und zwar haben die grösseren und mittelgrossen Leukocyten der Wirbelthiere (auch des Menschen) im Ganzen fast häufiger 2—3 oder mehr Kerne als einen einzigen [2]).

Ch. Robin (92) will den Leukocyten keine wahren Kerne zugestehen, sondern nur „Corpuscules nucléiformes", welche, nach seiner Beschreibung, jedenfalls dieselben Dinge sind, die ich hier mit der Mehrzahl der heutigen Histologen Kerne dieser Zellen nenne. Dass man diese Kerne an Objecten sehen kann, welche absolut sicher leben, habe ich gezeigt [3]). Robin stützt seinen Widerspruch gegen ihre Kernnatur besonders darauf, dass sie, wenn durch Säuren scharf sichtbar gemacht, bei nachträglichem Zusatz von Alkalien wieder schwinden, während Kerne anderer Zellen sich nicht so verhalten. Diese Reaction kann zeigen, dass die Kerne der Leukocyten chemische Eigenthümlichkeiten haben, und eine weitere mikrochemische Verfolgung dieser Unterschiede ist sehr wünschenswerth, um so mehr, als auch die Theilungserscheinungen

---

1) z. B. durch Hämatoxylinfärbung von feinen halb ausgepinselten Schnitten aus Lymphknoten, Follikeln, Aufhellung und Untersuchung mit Hülfe des Farbenbildes.

2) Der Anschauung Henle's, nach der die durch Essigsäure deutlich werdenden mehrfachen Kerne in Leukocyten grossentheils Producte künstlicher Zerfällung wären, wird im dritten Abschnitt (s. directe Kerntheilung bei Leukocyten) Rechnung getragen; für lebende, frische Zellen muss ich eine solche zerfällende Wirkung der Essigsäure in Abrede nehmen.

3) In Gefässen und an Wanderzellen der lebenden Salamanderlarve; vergl. Fig. 24 a b Taf. II a hier, und 29, Seite 312 ff., Taf. XV, Fig. 1.

der Leukocytenkerne (s. u.) interessante Unterschiede gegenüber anderen Kernen bieten. Aber ich sehe keinen Grund, diesen Dingen bei den Leukocyten den Namen „Kerne“ zu versagen. Denn in anderen Reactionen stimmen sie wiederum ganz überein mit den Kernen anderer Zellen; man braucht dazu ja nur ein beliebiges Kerntinctionspräparat zu betrachten, das Leukocyten enthält. Und vor Allem zeigen die Untersuchungen der Chemiker (Miescher, Hoppe-Seyler u. A. a. a. O.), dass die Kerne der Eiterzellen — das sind ja bekanntlich auch hauptsächlich Leukocyten — Nuclein enthalten, also die Substanz, die nach unseren jetzigen Kenntnissen chemisch den Hauptcharakter aller Zellkerne bezeichnet.

Auch von Drasch (18) ist das Vorkommen kernloser Zellen oder „Rudimente“ im Flimmerepithel behauptet worden. Was ich zur Kritik darüber bisher zu sagen hatte, findet sich am unter 33 citirten Ort.

Man hat gewiss kein Recht, für jetzt zu behaupten, dass es ausser den unten erwähnten, bekannten und sicheren Fällen und den Moneren keine kernlosen Zellen gebe. Aber ebensowenig können Fälle von anscheinender Kernlosigkeit, wie die oben erwähnten, als positive Belege genommen werden. Ich stelle hier ein für allemal den einfachen Satz hin:

Wo man in einer lebenden Zelle keinen Kern sieht, wo aber Reagentien und Färbung alsbald einen solchen im Zellkörper zeigen, der die gleichen Charaktere hat wie andere Zellkerne, die man auch schon lebend erkennen kann, da ist es der vernunftgemässe Analogieschluss, dass die ersteren Zellen ebenfalls im Leben Kerne besitzen, die nur zu blass sind, um gesehen zu werden.

Und mir scheint, wer dies in irgend welchem Falle nicht anerkennen will, der würde erst selbst den Beweis zu liefern haben, dass kein Kern vorhanden war, indem er zeigte, dass die Reagentien, welche in anderen Fällen Kerne deutlich machen, in diesem Falle keine demonstriren.

Ich möchte — da es sich hier doch jedenfalls um einen wichtigen Punkt handelt — meine Meinung noch besonders urgiren, indem ich die Frage stelle: was wohl aus unserer heutigen Histologie werden würde, wenn man sich überall das Recht nehmen wollte, die vitale Existenz von geformten Dingen abzuleugnen, welche man im lebenden oder frischen Zustand der Gewebe nicht sehen kann. Dann hätte die Krystalllinse keine celluläre Zusammensetzung, das Hornhautbindegewebe keine Zellen, Faserbündel und Nerven, die Substanz des Knochens und Knorpels keinen Fibrillenbau — um von vielen anderen Beispielen zu schweigen. An diesen Structuren

kann heute Niemand zweifeln, obschon sie niemals ein menschliches Auge am wirklich lebenden Gewebe gesehen hat. Es besteht genau ebensowenig Grund, diesen Geweben die Structur abzusprechen, als die Existenz von Zellkernen zu leugnen, welche im lebenden Zustand mit der umgebenden Zellsubstanz das gleiche Brechungsvermögen haben und deshalb unter diesen Umständen unsichtbar sind.

Es giebt nur wenige, lange erkannte und bekannte Fälle von wirklich kernlosen Zellen im Wirbelthierleib: die rothen Blutzellen der Säugethiere[1]) und die stärker keratinisirten Zellen in manchen Horngeweben (Epidermis, innere Wurzelscheide des Haares, Luftzellen im Mark der Federn). Dass aber hier die Kerne vorhanden waren und verloren gegangen oder verkümmert sind, ist ebenfalls hinreichend bekannt.[2]) — Für das unzweifelhafte Vorkommen von Kernverlust bei manchen pflanzlichen Zellenarten darf auf die botanische Literatur hingedeutet werden.

Andererseits zeigen freilich die Erfahrungen über kernlose Organismen aus dem Protistenreich, die durch die schönen Arbeiten HAECKEL's (47) gewonnen und seitdem vielfach vermehrt sind, dass ein Moner leben, sich ernähren und sich fortpflanzen kann ohne den Besitz eines Dinges, wie es die Zellkerne der complicirten Organismenformen sind. Besonderes Interesse verdient hier die neue Beobachtung A. GRUBER's (46), nach welcher bei einer sonst kernhaltigen Protistenform, Actinophrys Sol, sicher kernlose Individuen vorkommen[3]), welche wachsen, fressen und excerniren gleich den kernhaltigen. Wenn dies aber auch zeigt, dass diese Organismenformen ohne Zellkern existiren können, so liegt darin natürlich kein Beweis dafür, dass das Gleiche bei Zellen anderer, complicirt gebauter Körper der Fall wäre, welche sehr abweichende Lebensbedingungen haben.

---

1) Von der Existenz der Kerne, welche ihnen von BÖTTCHER (9, 1877) zugesprochen und alsbald durch v. BRUNN (15) bestritten wurden, habe ich mich gleich Letzterem nicht überzeugen können. Es bleibt jedoch denkbar, dass bei dem Verlust des Kerns in der Blutscheibe ein Rest oder doch eine differenzirte Stelle zurückbleiben und die Grundlage der Bilder abgeben könnte, welche BÖTTCHER durch Behandlung mit Alkohol und Sublimat gewonnen hat. Wenn die rothen Blutkörperchen der Säuger aber Kerne im wirklichen Sinne des Wortes hätten, so müsste sich dies doch auch durch die Cardinalreaction zeigen lassen, die sonst für alle Zellkerne einschlägt, durch die Färbung mit reinen Kerntinctionsmitteln. Sie zeigt bekanntlich in den rothen Blutscheiben der Säugethiere keinen stärker gefärbten Innenkörper.

2) Für die Luftzellen der Federn verweise ich auf WALDEYER (Lit.-Verz. erster Abschnitt, 93).

3) Die Abwesenheit des Kerns wurde durch Färbung festgestellt.

Ich habe den Kern im Eingang einen von der Zellsubstanz verschiedenen Theil genannt; es fragt sich vor Allem und es ist bei Weitem die wichtigste Frage, ob diese Verschiedenheit auch eine chemische ist. Nach Allem, was wir über die Reactionen des Kerns wissen, muss dies bejaht werden, so roh auch diese Reactionen bis jetzt geblieben sind. Der Nucleingehalt der Kernsubstanzen kann doch nicht ausser Acht gelassen werden. REINKE (Lit.-Verz. erster Abschnitt, 77, S. 152) bemerkt zwar, es sei nicht erwiesen, dass das Nuclein nur ein specifischer Bestandtheil des Zellkerns sei, und in dieser Fassung ist das gewiss zuzugeben, durch später zu erwähnende histologische Facta wird sogar befürwortet, dass Nucleinkörper auch eine extranucleare Lagerung in der Zelle haben können. Aber dass sie doch wesentlich in den Kernen localisirt sind, wird schon durch die Arbeiten von MIESCHER (80), HOPPE-SEILER (58) und PLOSZ (88) durchaus annehmbar; noch mehr wird es bewährt durch die Ergebnisse, welche KÜHNE, EWALD, LEA u. A. (25, 26, 67—70) durch die Verdauungsmethode erzielt haben; sie zeigen, dass, mit KÜHNE's Worten, „von den geformten Bestandtheilen thierischer Gewebe nur das Nuclein und die verhornten Massen der Epithelien (sowie das Neurokeratin) der Verdauung widerstehen", und zeigen zugleich, dass die bei der künstlichen Verdauung ungelöst bleibenden Reste der Zellkerne, wenn auch verkleinert und geschrumpft, dieselbe Masse oder doch ihren Haupttheil repräsentiren, welche im lebenden Zellkern als geformte Innenstructur und Nucleolen erscheint. — Es sei ferner an die neuen Resultate von ZACHARIAS (107) erinnert, nach denen die tingirbare Substanz des Kerns, also nach dem unten einstweilen beibehaltenen Ausdruck das Chromatin, der Verdauungsflüssigkeit in gleicher Art Widerstand leistet und sich auch gegen andere Reactionen gleich verhält, wie das Nuclein der Chemiker.

Aus dieser chromatischen Substanz aber sind der Hauptmasse nach [1]) die geformten Theile des Kerns constituirt, welche sich optisch anders (und zwar meistens etwas stärker lichtbrechend) verhalten als die umgebende Zellsubstanz, und auf welchen also auch sein optisches Erkennbarsein in der Zelle beruht; wir dürfen demnach sagen, dass die Substanzen des Kerns nicht etwa blos wasserärmere oder wasserreichere Zellsubstanz, sondern dass sie wirklich chemisch von der Zellsubstanz verschiedene Dinge sind.

Dies wollte ich hervorheben, weil noch in neuerer Zeit mehrfach der Zellkern als „verdichtetes oder differenzirtes Protoplasma" angesprochen worden ist. Für diese Anschauung giebt es, soviel

1) Ob ganz, ist die Frage. S. unten.

ich sehe, keinen plausiblen Grund, und es erscheint zwecklos, sie ohne solchen als Hypothese aufzustellen. [1])

Ein solcher Grund könnte zwar in den Beobachtungen STRICKER's (103) an Leukocyten gesehen werden und ist auch von ihm darin gesucht worden, er bleibt aber nur scheinbar. STRICKER findet, dass die Kerne dieser Zellen keine constanten Gebilde seien; man sehe sie beim Kriechen der Zellen kommen und schwinden „wie Wellen im Wasser." Seine Beschreibungen darüber sind vollkommen zu bestätigen, sie beweisen aber nicht, dass die Kerne oder Theile von solchen in den Zuständen, wo man sie nicht sehen kann, wirklich nicht als vom Protoplasma verschiedene Dinge da sind. Ich glaube einstweilen, dass sie immer da sind und nur durch ihre passive Zerrung und Dehnung im Körper der kriechenden Zellen zeitweise in unsichtbaren Zustand gebracht werden. [2]) Ich erinnere an die Kerne der Harnblasenepithelien von Salamandra (s. oben), die man im stark ausgedehnten Zustand der Blase nicht sieht [3]), im erschlafften aber recht gut. — Ich verkenne nicht, dass eine andere Beobachtung STRICKER's ein viel grösseres Gewicht hat, als jenes anscheinende Verschwinden der Kerne beim Kriechen; an den sogenannten nackten Kernen im Frosch- und Tritonenblut sah er, dass Protoplasmalappen aus ihnen hervorgeschoben und wieder eingezogen wurden (a. a. O. S. 6—8), und umgekehrt, dass Zellen, die aus Kern und Zellsubstanz bestanden, die letztere verschwinden liessen und den Habitus von nackten Kernen annahmen, was STRICKER dahin deutet, dass das Protoplasma sich in das Innere des Kerns zurückgezogen habe. Es wäre hier noch zu fragen, ob die Zellsubstanz wirklich in den Kern und nicht vielmehr in Buchten und Falten seines Umfanges getreten ist. Da ich aber hier wohl über eine geringere Erfahrung verfüge als STRICKER, so darf ich kein bezügliches Urtheil abgeben. Gesetzt aber den Fall, es verhielte sich so, wie STRICKER annimmt, dass in diesen stark mobilen Zellen die als Kernsubstanz sichtbare Masse sich sehr rasch aus Zellsubstanz hervorbilden und wieder in solche zurückbilden kann, so würde dies doch immer nicht beweisen, dass die Masse, welche

---

1) Denn wir kommen doch dem Wesen des Kerns und der Zelle damit nicht näher, dass wir den Kern einer Substanz gleich setzen, von welcher selbst wir nicht wissen, was sie ist.

2) Ich habe Untersuchungen wie die STRICKER'schen oft und an verschiedenen Blutarten, auch an Wanderzellen in den Kiemenblättern wiederholt; ich habe oftmals Zellen gefunden, in denen sich lebend kein Kern sehen liess, aber niemals eine, bei welcher das Einsaugen von Essigsäure nicht einen solchen oder mehrere mit bestimmter Grenze gezeigt hätte.

3) FLEMMING, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1877, Nr. 20, am Schluss.

als Kernsubstanz erscheint und als solche reagirt, deshalb blos ein verdichteter, etwa wasserärmerer Zustand der Zellsubstanz sein muss. Sie kann dabei auch eine chemisch andere Substanz geworden sein als jene, denn Umlagerungen von Molekeln können noch weit rascher geschehen, als die Kriechbewegungen der mobilsten Wanderzellen.

Es würde dies übrigens mit STRICKER's Anschauungen nicht eigentlich collidiren, denn er bemerkt selbst, dass an chemische Unterschiede des Kernnetzes und der Zellsubstanz zu denken sei. —

Durch die obigen Thatsachen und Reflexionen ist, wie mir scheint, genügend begründet, was ich am Schluss des ersten Abschnittes ausgesprochen habe, dass es nicht motivirt und nicht zweckmässig ist, den Zellkern „verdichtetes oder differenzirtes Protoplasma" zu nennen. Er ist ein morphologisch und chemisch besonderer und eigenartiger Theil der Zelle, ein Organ derselben von räthselhafter Function; um über diese Function Licht zu erhalten, ist es viel nützlicher, scharf auf Alles zu achten, was ihn von der Zellsubstanz auszeichnet, als ihn mit ihr zusammenzuwerfen.

SECHSZEHNTES CAPITEL.

Totalform.

Sie hat, so wechselnd sie bei verschiedenen Kernarten ist, eine durchgehende Eigenschaft: sie ist gerundet, das soll heissen, nach aussen convex abgeformt. Dass runde, ellipsoide oder plattellipsoide Kernformen weitaus die Mehrzahl bilden, ist bekannt. Niemals, soviel es scheint, kehrt ein Zellkern scharfe Spitzen oder Kanten nach aussen. Auch die langen schmalen „stäbchenförmigen" Kerne vieler Muskelzellen und die vielfach verästelten, die bei Arthropoden vorkommen [1]), sind an ihren Enden gerundet. Platt linsenförmige Kerne, wie die von Plattenepithelien und Endothelien, zeigen doch keinen ganz scharfgeschnittenen Linsenrand, und wo an Reagentienpräparaten anscheinende Abweichungen von dieser Regel, wirkliche scharfe Kanten und Ränder vorkommen [2]), lässt der

1) Vergl. LEYDIG (71, S. 18, S. 351); PAUL MAYER 76.

2) Wie z. B. an Reagentienpräparaten der platten wandständigen Kerne in den hellen Zellen der Schleimspeicheldrüsen und manchen anderen.



Vergleich des frischen Präparats Schrumpfungen durch dic Behandlung annehmen. Kerne, wie sie kürzlich Loos (74) aus den Zellen der Eileiterdrüsen bei Amphibien beschrieben und in Fig. 3 a. a. O. gezeichnet hat, mit zahlreichen scharfen, spitzen Ecken und Zacken, sind wohl sicher Schrumpfungsproducte.[1])

Dagegen kommen umgekehrt bei gewissen Kernarten unzweifelhaft intra vitam dauernde Einfaltungen des Umfanges vor (Fig. 19z Taf. IIa und Fig. C im Text), der Art, dass dabei scharfe Kanten nach innen gekehrt werden können. Die Kerne des Hautepithels der Salamanderlarve sind dafür ein typisches Beispiel, die Mehrzahl derselben ist so beschaffen, und zwar in sicher lebendigem Zustand am nicht einmal curarisirten Thier, in dem Wasser untersucht, in dem es lebt. Dabei handelt es sich nicht etwa um temporäre Contractionen der Kerne; die Formen derselben wechseln zwar hie und da äusserst langsam, aber so schwach, dass man halbe Stunden zeichnen muss, um es zu constatiren, und bei den meisten ist auch dies nicht der Fall. — Es ist, wie ich wiederhole, an Absterben und Artefacte bei diesen Kernformen gar nicht zu denken, mitten in dem Epithel, dessen Kerne durchweg so beschaffen sind, gehen Zelltheilungen stundenlang fort und können sogar neue beginnen. Erst beim Absterben nehmen diese gerunzelten Kerne mehr gleichmässig runde Formen an, und ebenso wirken auf sie die meisten Reagentien.

Bei den Kernen der Leydig'schen Schleimzellen in der Haut der Amphibienlarven, die ich a. a. O. (29, S. 316) beschrieben habe[2]), ist solche Einfaltung der Kernoberfläche in noch viel stärkerem Grade vorhanden, und ebenso sicher vital.

Unter dieselbe Rubrik fallen Kerne von den eingeschnürten Formen, wie einer hier in Fig. C, 1 dargestellt, die man in den verschiedensten Geweben antreffen kann. Es ist die gleiche Einfaltung, nur auf eine Stelle und bei flachen Kernen auf eine Ebene beschränkt. Solche Einbuchtungen kommen auch an Kernen vor, die schon in Knäuelform der Theilung stehen (Fig. C unten, d).

Diese buchtigen Kernformen sind lange bekannt und früher viel als Zeugen einer directen Kerntheilung (ohne Kernmetamorphose) durch Einschnürung aufgefasst. Es lässt sich zwar nicht widerlegen, dass ein solcher Kern sich durchschnüren könnte (wie es Klein noch kürzlich angenommen hat (62), es besteht aber ebensowenig ein Beweis dafür, dass dies vorkommt und dass gar alle solche

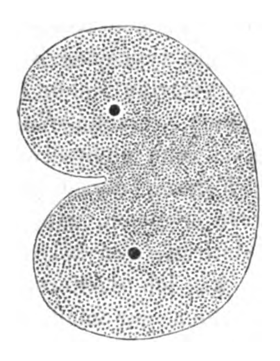
---

1) Was auch wohl die Ansicht des Verfassers sein wird, obwohl er es nicht direct ausgesprochen hat.

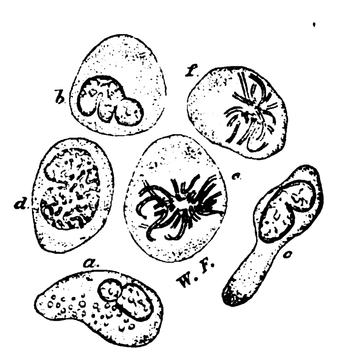
2) Näheres s. bei Pfitzner, Lit.-Verz. erster Abschnitt, 69.

Fälle Vorstadien dazu wären. Ich habe solche eingebuchtete Kerne am lebenden Blasenendothel und in Larvengeweben vielfach stundenlang controlirt, ohne dass ich eine Durchschnürung geschehen sah, und soviel ich in der Literatur finde, muss ich annehmen, dass auch kein Anderer an fixen Gewebszellen einen positiven Erfolg der Art gehabt hat. [1]) —

Fig. C.



1. Kern einer Endothelzelle, Bauchfell, Salamanderlarve, von stark eingeschnürter Form, in jeder Schnürhälfte ein Nucleolus. Chromsäure-Hämatoxylin, die Chromwirkung der Art, dass der Kernsaft in stark lichtbrechender Form geronnen ist, man sieht deshalb nichts von den Gerüstfäden und der ganze Inhalt erscheint gleichmässig granulirt, mit Ausnahme der stärker lichtbrechenden Nucleolen.
Um die letzteren helle Reflexe (nicht wirkliche Räume).



2. (darunter) Gruppe von freien Zellen (Leukocyten?) aus dem Bindegewebe des Mundbodens der Salamanderlarve, zum Theil mit geschnürten Kernformen, zum Theil in wirklicher indirecter Theilung (Kernfiguren). d eine Zelle letzterer Art, mit Knäuelform der Kernfigur, dabei ist der Kern eingeschnürt wie in 1. Dies kommt auch bei Zellen anderer Gewebe häufig vor.

Eine einfache physikalische Erklärung für die so durchgehende Abrundnung der Kernoberfläche nach aussen würde sich bieten, wenn wir bestimmt wüssten, dass der Kern tropfbar flüssige oder doch fast flüssige Masse in seinem Inneren enthielte, durch welche seine Wandschicht ausgedehnt erhalten würde. Dies ist möglich,

1) Dies bitte ich keineswegs so aufzunehmen, als ob ich eine directe Kernzerschnürung überhaupt leugnen wollte. Für mobile Zellen muss ich solche selbst annehmen (s. unten), für fixe ist sie bei Pflanzen mit guten Gründen von Anderen vertreten (s. unten, dritter Abschnitt). Es sollte hier nur constatirt werden, dass nicht alle eingeschnürten Kernformen in dieser Weise zu verwerthen sind.

die Zwischensubstanz des Kerns (Kernsaft R. HERTWIG's) kann sehr wohl eine flüssige oder sehr weich schleimige Consistenz haben. Sicherheit darüber besitzen wir freilich für den lebenden Kern nicht, und aus dem Verhalten von absterbenden, aufquellenden Kernen (z. B. beim Zerdrücken und Platzen) kann selbstverständlich kein ganz gültiger Schluss gezogen werden. —

Wenn hier von einer Totalform des Kerns gesprochen ist, so involvirt dies, dass der Umfang der gemeinten Kerne ein bestimmter, ihre Form nicht raschem Wechsel unterworfen ist. Letzteres ist bei stark mobilen Zellen allerdings der Fall, und eine gewisse Veränderlichkeit der Form ist überhaupt der Substanz der meisten Kernarten nicht abzusprechen, aber für die meisten ist diese Veränderlichkeit jedenfalls so gering, die Form so geringen Schwankungen unterworfen, dass man von einer bestimmten Gestalt ruhig sprechen kann.

Wenn man die Kerne lebender grosszelliger Gewebe anhaltend beobachtet und wiederholt zeichnet, wie ich es an Larvenschwänzen von Amphibien vielfach durchgeführt habe [1]), wird man an den meisten auch nach Stunden keine nennenswerthe Formveränderung feststellen; bei einzelnen, wo sich solche ergiebt, ist sie doch so gering und so äusserst langsam, dass der Ausdruck „Contraction oder Eigenbewegung des Kerns" sehr schlecht darauf passen und auch nicht hinreichend begründet sein würde. Diese Formveränderungen können ebenso gut passiv, durch langsame Verschiebungen in der umgebenden Zellsubstanz, ja selbst durch die fortdauernden Diffusions- und Stoffumsatzvorgänge zwischen Kern und Zellsubstanz veranlasst sein, als durch etwaige Contractionskräfte, die im Innern des Kerns ihren Sitz haben.

Leichte Formveränderungen der Kernoberfläche, sowie geringe Verschiebungen des Kerns in der Zelle hat kürzlich auch SCHLEICHER (95) an Knorpelzellen beobachtet. SCHLEICHER selbst nennt aber die ersteren Formveränderungen minimale; einen Beweis, dass es sich um wirklich active, amoeboide Contractionen der geformten Theile im Kern handelt, kann ich aus seiner Beschreibung nicht ableiten.

Für die gewöhnlichen Gewebszellen kann also nicht ohne Weiteres angenommen werden, dass ihre Kerne in sich selbst „contractil" wären; wenigstens würde es im speciellen Fall erst zu beweisen sein.

---

1) Meistens habe ich dies mit der Verfolgung von lebenden Zelltheilungen verbunden, es wurden nebenbei die Umrisse benachbarter Kerne in Epithel, Bindesubstanz oder Nervenfasern im Umriss genau gezeichnet und in der Folge weiter controlirt; so verfüge ich über zahlreiche Beobachtungen, die sich auf 2—5 Stunden erstrecken.

Einige Fälle sind aber bekannt, wo eine solche Contractilität des Kerns mit besserem Recht behauptet worden ist. Einmal die schön erwähnten Beobachtungen Stricker's (103) an Leukocyten, wonach Formen von solchen vorkommen, die gar kein oder fast kein Protoplasma an sich haben, also das Wesen von „nackten Kernen“ zu besitzen scheinen, dennoch aber sich bewegen und Fortsatzlappen ausschicken. Ich habe ähnliche Formen beobachtet und beschrieben (29, S. 313, Taf. 15 Fig. 19, 13 b, 14 e). Wenn hier aber wirklich eine eigene Contractilität des Kerns im Spiele ist und nicht etwa eine dünne Hüllschicht von Zellsubstanz, oder solche, die in Kernbuchten versteckt liegt, die Bewegungen vermittelt (s. voriges Capitel), wenn also diese Kerne wirklich contractil sind, so dürfte man doch eine Eigenschaft einer so besonderen Zellenart, wie der Leukocyten, nicht auf alle anderen übertragen, ebenso wenig, wie man das mit Eigenschaften der rothen Blutzellen thun kann.

Ferner hat Weismann (105, S. 84) kürzlich mitgetheilt, dass der vordere und hintere Polkern im Ei von Schlupfwespen (Rhodites Rosae) vor ihrer Theilung lebhafte Gestaltsveränderungen machen, welche Weismann ausdrücklich als „amoeboide Bewegungen eines unzweifelhaften Kerns“ registrirt und besonders dazu bemerkt, dass in dem den Kern umgebenden, körnerhaltigen Protoplasma dabei keine Bewegungen zu bemerken seien.

Diese Kernbewegungen sind schon früher von Brandt (12) an Wurmeiern (Ascaris nigrovenosa) richtig gesehen, aber dort und in Brandt's folgenden Arbeiten mit der Karyokinese in Beziehung gebracht worden. Dies ist nicht durchführbar, wofür ich auf die Kritik Weismann's a. a. O. verweise.

Letzterer hält die betreffenden Bewegungen dieser Kerne für Ernährungsvermittler, mit besonderer Zugrundlegung der Thatsache, dass die Kerne während derselben an Masse zunehmen (S. 106 a. a. O.). Er führt aus, dass man in einem ruhenden Kern, dessen Stoffwechsel ein sehr allmählicher ist, nichts von derartigen Bewegungen erwarten darf, während sie zu der Zeit, wo die Stoffaufnahme eine starke ist — also besonders vor den Theilungen, bei denen die Kernmasse zuzunehmen hat —, stark und lebhaft sein werden, wobei er es offen lässt (S. 107), ob diese Erscheinung allgemein bei Eizellen[1] vorkommt.

1) Dass sie bei anderen — Gewebszellen — in solcher Weise nicht vorkommt, kann ich nach meinen Erfahrungen über Zelltheilung behaupten. Die Kerne der meisten Gewebe vergrössern sich zwar manchmal, aber keineswegs immer vor ihrer Theilung, und stärkere Bewegungen der Kerne gehen hier nicht voraufs, wie man an der lebenden Amphibienlarve unter Vergleich mit fixirten Präparaten leicht feststellt.

Dieser Anschauung kann ich völlig beitreten, nur mag ich mich nicht entschliessen, mit WEISMANN und Anderen solche Bewegungen des Kerns (und ebenso der Nucleolen, s. u.) „amoeboide" und diese Dinge „contractil" zu nennen. Mit diesen Namen verbinden wir einmal den bestimmten Begriff, dass das betreffende Ding „sich bewegt", dass die verursachenden Kräfte in ihm entwickelt werden. Wir wissen aber nicht, ob dies für die in Rede stehenden Kernbewegungen auch wirklich gilt. Wenn auch, wie es WEISMANN fand, das umgebende Zellprotoplasma in Ruhe zu bleiben scheint — d. h. doch, keine locale Anhäufung und keine merkliche Verschiebung der Körnchen erkennen lässt —, so bleibt es doch immerhin möglich, dass die Kräfte und molecularen Veränderungen, welche den Formwechsel des Kerns bedingen, theilweise oder selbst ganz von der Zellsubstanz ausgehen. So lange dies aber möglich ist, kann ich den Kern nicht mit einer Amöbe vergleichen, welche in einem anorganischen Medium selbständig kriecht.

SIEBENZEHNTES CAPITEL.

Die Substanzen des Zellkerns.

Der Kern besteht der Regel nach[1]) aus drei Substanzen, welche morphologisch, optisch und allem Anschein nach auch chemisch unter einander different, und wiederum von der Zellsubstanz different sind: Kerngerüst (Netzwerk)[2]), Nucleolen[3]) und Kernsaft[4]) (Zwischensubstanz)[5]).

---

1) Das soll heissen, dass die grosse Mehrzahl der darauf untersuchten, resp. untersuchbaren Kerne diese Verhältnisse zeigt. Einzelne, anscheinende Ausnahmen werden besonders zu besprechen sein.

2) „Intranucleares Gerüst oder Netzwerk" nach meiner und KLEIN's früherer Bezeichnung. Das Epitheton intranuclear wird für gewöhnlich entbehrlich sein.

3) Kernkörperchen der Autoren. Kernkerne v. LA VALETTE ST. GEORGE. „Keimflecke" bei Eizellen.

4) E. VAN BENEDEN, R. HERTWIG. S. auch: KÖLLIKER, 63b, S. 17.

5) Nach meinem früheren Ausdruck (29).

Die Motivirung für den Gebrauch obiger Ausdrücke und Einiges zur Geschichte der Terminologie wird besser nach der sachlichen Beschreibung unter dem Capitel „Terminologisches" zu geben sein.

Hierzu kommt als vierter Bestandtheil eine Hülle, Kernmembran, die ich hier von den übrigen getrennt verzeichne, weil es noch dahin stehen muss, ob sie allen Kernen zukommt und ob sie zum Kern zu rechnen oder als begrenzende Verdichtungsschicht der Zellsubstanz an der Oberfläche der Kerne zu betrachten ist.

I. Kerngerüst.

(Kernnetz. Kernstructur. Cordon nucléaire, Filaments nucléaires BALBIANI.)

A. *Formation.*

(Hierbei: Wirkungen von Reagentien auf die Kernstructur.)

Diese Substanz repräsentirt meistens die Hauptmasse der festeren, geformten Substanz im Zellkern.

Sie ist bei den meisten Kernformen angeordnet als ein verästeltes Strangwerk, das den Kern durchsetzt und an seinem Umfang angreift, indem sich die Balken hier entweder zu einer dünnen, zusammenhängenden Wandschicht ausbreiten (Fig. 25, Taf. IIb), oder nur eine durchbrochene solche Schicht bilden (Fig. 29a Taf. IIb, 81, 82 Taf. V u. a.), oder endlich nur an geringfügigen Stellen bis zum Umfang greifen (Fig. 30a, Taf. IIb und Fig. D, a hier, u. a.).

Die Reichlichkeit und Dichtigkeit dieser Balkengerüste ist in verschiedenen Kernarten ungleich. Bei den einen ist das Balkenwerk locker, selbst auf wenige einzelne Stränge beschränkt, so dass es oft den Namen „Gerüst oder Netz" hier kaum verdient; Beispiele dafür sind die Kerne der grösseren Nervenzellen [1]) im Centralorgan und der der Retina, und der Eizellen vieler Thiere. [2]) Bei anderen sind die Gerüste eng, dicht und gleichmässig, so bei Kernen der Knorpelzellen und anderen Bindesubstanzzellenarten, bei vielen Epithelien und Drüsenzellen. Dass Kerne junger, embryonaler und wachsender Gewebe dichtere Netze haben, als solche im gleichen erwachsenen Gewebe, lässt sich zwar nicht für alle Fälle zeigen, kann aber wohl im Grossen und Ganzen gelten und ist, nach Beobachtungen an Nervenzellen, zuerst von SCHWALBE (98) mit Recht hervorgehoben worden.

---

1) Nicht so sehr die der sympathischen und Spinalknoten, welche dichtere Netze haben.

2) (Fig. E, Text, s. unten). Dies gilt für die Eier vieler Wirbellosen, auch einigermaassen für Säugethiereikerne (Fig. 15, Taf. I), aber nicht für alle Eikerne überhaupt; bei Amphibieneiern z. B. sind die Gerüstfäden recht dicht und gleichmässig vertheilt, wenn auch nicht so eng wie bei vielen Gewebszellen (vergl. Fig. G im Text, unten Fig. 78, Taf. V).

Die *Form* der Gerüste ist ebenfalls nicht überall gleichartig. In den einen Kernarten sind ihre Balken *ziemlich* gleich dick und ziemlich regelmässig vertheilt, z. B. die grossen Kerne der Hautfettdrüsen bei geschwänzten Amphibien (Riesenkerne nach KLEIN), Fig. D hier.[1])

Bei den meisten Kernarten aber ist die Anordnung mehr oder weniger *unregelmässig* und zugleich die Bälkchen nicht durchweg

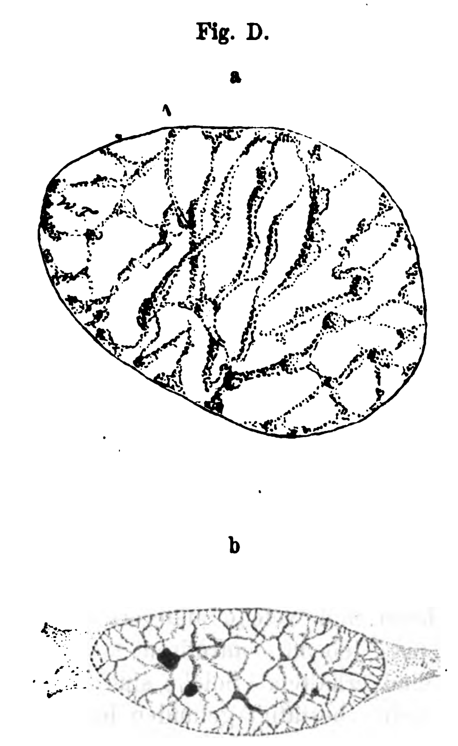


Fig. D.

a. Kern einer Zelle aus einer Hautfettdrüse von Salamandra („Riesenkern" E. KLEIN, Triton), mit ziemlich lockeren Gerüststrängen, worin die Nucleolen hier, wie bei vielen Exemplaren dieser Kerne, nicht erkennbar sind. ZEISS hom. Imm. 1/18, Oc. I. In einem Schnitt, Chromsäure, Hämatoxylin, Damar.
b. Kern einer Bindesubstanzzelle der Salamanderlarve, in einem Schnitt, Chromsäure, Safranin, Damar, mit Oc. I. von SEIBERT, ZEISS 1/18 aufgenommen.

gleich dick, stellenweise zu *Knoten oder stärkeren Strängen* angeschwollen (s. viele der Figuren), die ich kurz *Netzknoten* nenne, und die nicht mit den wahren *Nucleolen* zu verwechseln

1) Von KLEIN zuerst gezeichnet, vergl. Fig. 2—6, 62. LEYDIG (72, S. 14) war der erste, der auf den Bau dieser Kerne aufmerksam machte.

sind. Die Substanz jener Verdickungen verhält sich und reagirt ebenso, wie die der dünneren Gerüstbälkchen.

Für manche Fälle gebe ich ausdrücklich zu, dass der Ausdruck „Stränge im Kern“ besser passen würde wie das Wort „Gerüste“, indem die Balken auf wenige Züge von unregelmässiger Form und Lagerung beschränkt sein können. Aber dies kann doch nicht als Regel für die Hauptmenge der Kernarten aufgestellt werden.

Die Substanz des Gerüstes zeigt im lebenden und frischen Zustand ein Lichtbrechungsvermögen, das dem der Fäden in der Zellsubstanz etwas überlegen oder gleich und grösser ist als das des Kernsaftes. Es ist immerhin gering, die Stränge sind deshalb blass und es erscheinen im Leben nur die stärkeren darunter deutlich, und auch diese etwas verschwommen, mit matten Lichtreflexen um sie her (Fig. 1, 2, 4, Taf. I).

Wegen dieser Blässe ist an den meisten Kernarten im lebenden Zustand nur ein Theil, der gröbere Theil des Netzwerks kenntlich. An Knorpelkernen z. B. sieht man dasselbe aber auch im Leben ziemlich in der gleichen Ausdehnung und Form, wie es die Reagentien zeigen (Kerne der Zellen Fig. 1—4, Taf. I).[1]

Durch die meisten Reagentien[2] wird das Gerüst in verschärfter Form fixirt. Bei vielen geschieht dies allerdings in der Art, dass eine Veränderung seiner Anordnung und Beschaffenheit dabei anzunehmen oder nicht auszuschliessen ist.

Mir scheint, dass man sich hier am meisten auf diejenigen Reagentien zu verlassen hat, die einerseits die Verhältnisse möglichst ähnlich denjenigen zeigen, welche man an günstigen lebenden Kernen direct sehen kann und welche andererseits auch die Kerntheilungsfiguren, die man lebend controliren kann, möglichst treu in ihrem vitalen Zustand erhalten. Solche sind, wie ich schon früher durchprobirt und weiter bestätigt gefunden habe, Essigsäure und andere organische Säuren[3], Pikrinsäure, Chromsäure in Verdünnungen von 1/8—1 p.c.[4], Goldchlorid, auch Alkohol, der jedoch bei manchen Kernarten durch Gerinnungen im Kernsaft verändernd wirkt; auch Osmiumsäure, die aber durch geringe Wirkung die Kernstructur sehr blass lässt und nur die Nucleolen sehr scharf

1) In diesen Figuren ist nur ein Durchschnittsbild des Gerüstes gegeben, wie man es bei nicht weit wechselnder Einstellung überblickt.

2) Für meine ersten Arbeiten in dieser Richtung verweise ich auf Nr. 28a und 29 des Lit.-Verz.

3) So Ameisensäure, von Retzius (90) mit Erfolg verwandt.

4) Die Verdünnung ist nach den Objecten abzupassen. Manche (so viele Pflanzenzellen) vertragen stärkere Concentrationen als viele Thierkerne; aber auch das Umgekehrte kommt vor.



vorhebt; bei Reduction am Licht und bei Färbung werden die Netze deutlicher; endlich als sehr gut wirkende Mittel die unten angeführten Gemische von Osmium- mit Essigsäure und Chrom- oder Pikrinsäure.[1])

Es ist nicht richtig, was vielfach angenommen wird und die Reagentien für Studien an Zellkernen nicht wenig discreditirt hat, dass die genannten Mittel und in specie die Essigsäure den Kern im Allgemeinen schrumpfen machen sollen, worunter man nicht blos eine Verkleinerung des ganzen Kernvolums, sondern zugleich Faltung und Verzerrung der Kernoberfläche zu verstehen pflegt. Solches tritt nur bei manchen Kernarten in dem Falle ein, dass eine ungeeignete Concentration der Säure gewählt wird. Essigsäure und Ameisensäure von 0,2 bis 1 p. c. bringen nach meinen Erfahrungen solche Schrumpfungen nicht hervor, oder doch nur in geringem Grade, sofern sie nur auf das unveränderte frische Gewebe angewendet werden. Sie lassen die Kerne fixer Gewebszellen meist ganz in ihrer natürlichen Form und Grösse; die Leukocytenkerne gestalten sie in der äusseren Form meist etwas um (Fig. 24, Taf. IIa), aber wie die Figur demonstrirt, nicht in solchem Grade, dass man von einer besonderen Schrumpfung sprechen könnte.

Die Wirkung der Essigsäure, die schon von Auerbach (3) sehr speciell geprüft worden ist, habe ich früher (28, S. 21 ff.) an frischen Kernen von Ovarieneiern der Najaden studirt und erläutere sie hier daran, weil man kaum ein grösseres und bequemeres Object finden kann, das zugleich erlaubt, das Reagens auf den noch unveränderten, eben aus der Zelle durch leichten Druck isolirten, in der Ovarialflüssigkeit schwimmenden Kern anzuwenden. In den so ohne Reagentien untersuchten Kernen sieht man, wie ich a. a. O. beschrieb, schon Theile von Gerüststrängen, aber blass, spärlich, im einen Kern mehr, im anderen weniger davon (Fig. E 1, S. 104 a, Fig. 28, Taf. IIb). Bei der ersten Wirkung von Essigsäure, die man ins Präparat saugt, treten mit einem Schlage reichliche Stranggerüste im Kern auf (Fig. E 1). Ich habe in jener Arbeit (28) die verschiedensten Concentrationen der Essigsäure durchprobirt und gefunden, dass stärkere Säure (5 p. c. und darüber), nachdem sie auf kurze Zeit die intranuclearen Gerüste deutlicher gemacht hat, dieselben nach und nach quellen und erblassen lässt, während schwächere (1 p. c. und darunter) sie sofort in ganzer Ausdehnung deutlich macht und bleiben lässt[2]). Bei Zu-

1) Hierfür, sowie für Näheres über die erwähnten Mittel siehe am Schluss Reagentien.

2) Damals, wo es sich um die erste Auffindung der intranuclearen Gerüste handelte, habe ich vorsichtiger Weise nur das für präformirt gehalten, was sich am überlebenden Kern sehen liess, und deshalb diese dichten Netze, welche die dünne Essigsäure hervorbringt, nicht mit Sicherheit als vitale Structur ange-



satz der stärkeren Säure erfolgt dabei einige Q u e l l u n g des ganzen Kerns (Fig. E 1, *α*), bei Zusatz der schwachen dagegen eine mässige

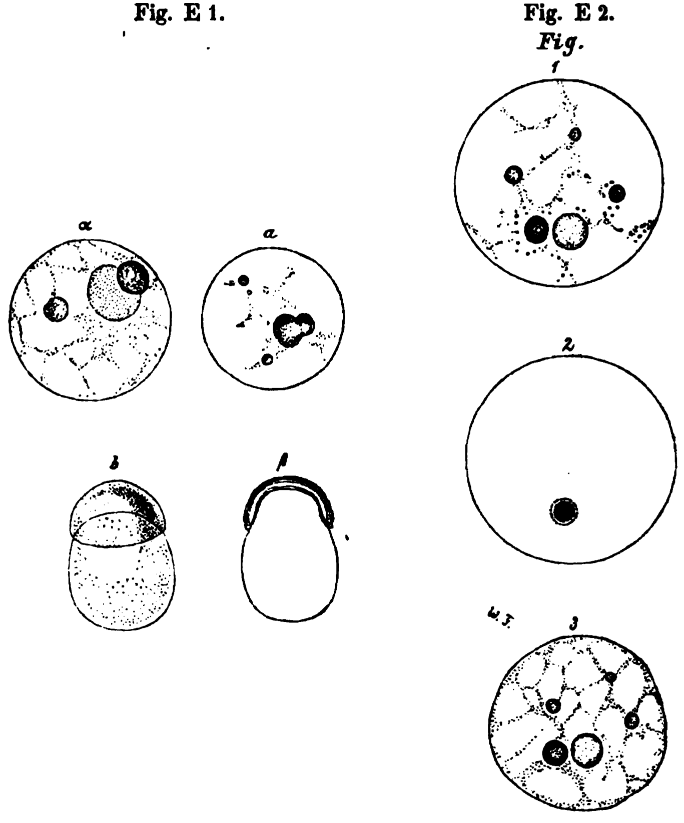


Fig. E 1.

a. Kern eines Eierstockseies von Unio, frisch aus der Zelle getreten in Ovarialflüssigkeit. Zweibuckliger Nucleolus (s. unten, Nucleolen). Geringe Theile der Kerngerüste sichtbar.

α. Ein solcher Kern nach Zufliessen von Essigsäure 5 p. c. — Gerüststränge sind aufgetreten, der grosse blassere Theil des Hauptnucleolus und die Nebennucleolen sind in gleichem Grade gequollen und erblasst, der kleinere Haupttheil des grossen Nucleolus ist ebenfalls, aber schwächer gequollen.

b. Nucleolus eines Eies von Tichogonia polymorpha; der glänzende Haupttheil sitzt als Kappe auf dem grösseren, blassen.

β. Optisches Durchschnittsbild des Gleichen, schematisch.

Fig. E 2.

Ein Kern wie E 1, a. Darunter derselbe, nach Zufliessen von destillirtem Wasser; Alles bis auf den Haupttheil des grossen Nucleolus ist verblasst und anscheinend verschwunden, jener verändert.

Darunter ein solcher Kern nach Behandlung mit Essigsäure von $^1/_{10}$ p. c.: ist g e s c h r u m p f t (im Gegensatz zu der Quellung bei Zusatz stärkerer Säure, E 1, *α*).

Nach früheren eigenen Zeichnungen.

---

sprochen (a. a. O. S. 21). Nach meinen seitherigen Erfahrungen kann ich dies thun, obwohl, wie ich schon damals erwähnte, noch feinkörnige Gerinnungen hinzukommen können.

Schrumpfung (Fig. E 2) — vorausgesetzt dass der Kern beim Herantreten der Säure aus der Zelle befreit lag. Das giebt schon einen Hinweis, wie sehr es bei der Säurewirkung auf die Concentration ankommt. Der Glaube, dass Essigsäure und andere Reagentien die Kerne und andere Dinge stets schrumpfen machen, und der bekannte Schulsatz, welcher den intacten Zellkern mit einer frischen, den von Essigsäure betroffenen mit einer gedörrten Zwetsche vergleicht, sind gleich unrichtig; man probire sich nur für jedes Object die geeigneten Concentrationen der Reagentien heraus, und die Zwetsche wird rund bleiben.

So kann es auch für die übrigen oben genannten Mittel im Grossen und Ganzen gelten, dass sie in der geeigneten Lösung angewandt [1]) keine erheblichen Formveränderungen des Kerns veranlassen. Osmiumsäure bewirkt allerdings einige Quellung, der Art, dass Kerne von eingebuchteten und gefalteten Lebensformen (z. B. die Kerne in den Zellen zz in Fig. 19 Taf. IIa) durch sie praller ausgerundet werden. Chromsäure, Pikrinsäure, Goldchlorid und mehr noch Alkohol bringen vielfach leichte spitzige Zackungen des Kernumfanges hervor, aber dies in stärkerem Grade erst dann, wenn sie längere Zeit gewirkt hatten. Man überzeugt sich davon, wenn man, wie ich es durchgehend gethan habe, die unmittelbaren Wirkungen der Reagentien auf die Kerne unter dem Auge controlirt.

Was eben über ihre conservirenden Einflüsse auf die Totalform gesagt wurde, gilt nun, wie ich annehmen muss, auch im Wesentlichen jedenfalls für die Wirkung dieser Reagentien auf die Innenstructur der Kerne. Man kann an Knorpel-, Bindegewebs- und Nervenkernen der lebenden Larven und an allen möglichen Kernarten frisch in Lymphe oder Kochsalz aufgelegter, grosskerniger Gewebe bei Zusatz der betreffenden Chemikalien vollkommen controliren, dass die gröberen Gerüststränge, die man vor dem Reagentienzusatz schon sieht, durch denselben fixirt und nur verschärft werden. Die gröbere, sogenannte „Granulirung" der Kerne, welche als Essigsäurewirkung bekannt ist, ist keine Körnung, sondern ein Ausdruck von optischen Schnitten des Gerüstes [2]), und das Gleiche gilt für die übrigen Mittel.

Danach aber ist allerdings zu fragen, und diese Frage fordert gewiss für alle weiteren Studien am Kern die grösste Sorgfalt, ob und in wie weit die Innenstructur des Kerns bei ihrer Fixirung durch die verschiedenen Reagentien verändert wird, und ob noch neben ihr Artefacte geschaffen werden.

Dass dies in mehreren Richtungen geschehen kann und in den

1) S. unten, Reagentien.

2) Vergl. 28a, S. 698 und 704.

meisten Fällen in geringerem oder stärkerem Grade wirklich geschieht, ist mir nach langer Prüfung nicht zweifelhaft.

Erstens können auch selbst die gröberen Gerüststränge bei der Gerinnung durch die Reagentien mehr oder weniger aus ihrer Lage kommen, hier und da mit einander verkleben, so dass die Dichtigkeit des Gerüstes anscheinend grösser herauskommt, wie sie war; ferner, was ganz besonders zu berücksichtigen ist, können bei längerer Aufbewahrung der Präparate in Chromsäure, Pikrinsäure u. A., oder nachträglicher Alkoholconservirung allmählich noch nachträgliche Schrumpfungen der Stränge, andererseits auch Zerfällungen derselben in Bruchstücke stattfinden. Man wird — worüber ich viele Erfahrungen habe — an frisch gemachten Chromsäure-, Chrom-Osmium- und Pikrinsäurepräparaten den Habitus der Kerne fast durchweg weit mehr dem lebenden Zustand entsprechend finden, wie an alten, lange conservirten; wenn auch im Glücksfall in besonders guter Erhaltung die letzteren einmal ungeändert bleiben können. Es ist vollkommen annehmbar, dass ein Structurtheil in Chromsäure oder Anderem nach und nach sogar chemische Aenderungen solcher Art erleiden kann, dass auch seine gröbere Form dadurch verändert wird.

Wenn ich hier also irgendwo von naturgetreuer oder naturähnlicher Fixirung von Kernstructuren[1]) durch Reagentien rede, so meine ich damit stets die Bilder, welche sich bald nach der Fixirung bieten, nicht aber jeden Zustand, der nach prolongirter Wirkung der betreffenden Chemikalien gefunden werden kann.

Ferner muss es die Frage sein, ob auch die feineren Netzbälkchen, die man an den Reagentienpräparaten sieht (Fig. D, b, Fig. 81, 82 u. a. mehr), präformirte und fixirte Stränge waren, oder künstlich durch Gerinnung entstanden sind. Diese feinsten Bälkchen sehen an ungefärbten Essigsäurepräparaten nur wie eine Körnung aus; bei guter Färbung und Aufhellung ergiebt sich diese aber als zusammengesetzt aus optischen Schnitten von feinen Bälkchen. Ob diese präformirt waren oder durch Gerinnung entstanden sind, ist einstweilen nicht sicher zu entscheiden, denn jene feineren Bälkchen sind im Leben nicht erkennbar und könnten es nicht sein, auch wenn sie existirten. Ein Wahrscheinlichkeitsschluss zu Gunsten ihrer Präformirung ergiebt sich mir nur nach den dickbalkigen Riesenkernen der Hautdrüsen bei Triton und Salamandra, sowie nach denen der Speicheldrüsen von Chironomus (Fig. 14, Taf. I) mit ihrem gewundenen Faden. Hier ist man in der Lage, zu sehen, dass alle Structur im Kern, die frisch zu sehen war, und auch nicht mehr als

1) Das Gleiche gilt natürlich für Structuren der Zellsubstanz.

sie, durch die Reagentien dargestellt wird; die letzteren bringen hier keine feineren Balkenwerke hervor, während doch Kernsaft da ist, in dem solche entstehen könnten, wenn sie stets als Gerinnungen in diesem entständen.

Drittens bleibt es fraglich, ob körnige, an den Fäden haftende Massen, die in manchen Kernen durch die Reagentien dargestellt werden[1]), Natur oder Gerinnung aus dem Kernsaft sind. Denn auch von ihnen kann man im Leben nichts Deutliches sehen. Da der Alkohol in manchen Kernen dickbalkigere Gerüste und mehr Körnungen zeigt, als andere Reagentien in denselben Kernen, so möchte ich ihn allerdings in den Verdacht nehmen, dass er mehr produciren kann, als da ist. Aber auch für die übrigen Mittel kann man dies immerhin nicht ausschliessen.

Diese Zweifel können der Thatsache keinen Eintrag thun, *dass ein wesentlicher Theil der durch Reagentien verdeutlichten Kerngerüste auch schon im lebenden Kern erkennbar ist, und dass man die Reagentienbilder*[2]) *also mit Vorsicht verwerthen darf, um die lebende Kernstructur danach zu beurtheilen.*

Die Tinctionen, die zur Verdeutlichung der Innenstructur des Kerns in Anwendung zu bringen sind, bespreche ich unten im Capitel „Reagentien“ etwas näher; denn es sind freilich nicht Alle gleich geeignet.

Unter den besprochenen Reagentien habe ich ein sehr gebräuchliches, das doppelt-chromsaure Kali[3]) und Ammon, ebenso die einfach-chromsauren betreffenden Salze, hier fortgelassen. Denn ihre Wirkung auf die Zellkerne schliesst eine starke Veränderung des Naturzustandes derselben ein. Wenn in neueren technischen Handbüchern[4]) noch angegeben wird: „das Kali bichromicum wirke ganz so wie Chromsäure, nur langsamer“, so muss dabei der auffällige Unterschied ganz übersehen worden sein, den beide Mittel in Bezug auf die Kernstructur, übrigens auch in Bezug auf andere Dinge äussern (vgl. z. B. Abschnitt I, Eizellen).

---

1) Besonders durch Alkohol, aber auch durch Säuren; recht reichlich in Nervenzellenkernen (Fig. 25, Taf. II b), auch in Eikernen.

2) Es sind hierbei ausdrücklich die oben genannten Reagentien oder solche gemeint, welche gleiche Wirkung mit ihnen zeigen. Die chromsauren und pikrinsauren Salze, die Müller'sche Flüssigkeit sind ausgeschlossen (vergl. im Folgenden).

3) Die als Müller'sche Augenflüssigkeit bekannte Mischung von Kali bichromicum 2—2,5, Natron sulphuricum 1, Aq. 100 fand ich stets in ihrer Wirkung auf die feineren Structuren von Zelle und Kern so übereinstimmend mit 1—3 procentigen Lösungen von reinem Kali bichromicum, dass ich nur noch die letzteren angewendet habe.

4) z. B. L. v. Thanhoffer, Das Mikroskop und seine Anwendung. 1880. S. 115.

Ueber die Nichtbrauchbarkeit der chromsauren Salze für naturtreue Fixirung von Zellkernen und Kerntheilungen der meisten Arten habe ich eine längere Controverse zu führen gehabt, die hier nicht ausführlich wiederholt werden soll; indem ich für die speciellen Beweisgründe auf die betreffenden Arbeiten[1]) verweise, stelle ich mein Resultat kurz in Folgendem zusammen:

Die chromsauren Salze bringen anstatt der ungleichmässig angeordneten, mit Knoten und eingelagerten kleinen Nucleolen versehenen Kerngerüste, welche lebend zu sehen sind und durch die vorher erwähnten Reagentien ziemlich treu fixirt werden, im Kern eine viel gleichmässiger geordnete, feinbalkige Gitterstructur hervor (Fig. 79, Taf. V hier, Fig. 13, 14, Taf. 15 in 29), in welcher für gewöhnlich keine Knoten und in welcher keine Nucleolen zu sehen sind. Versuche, welche ich mit directer Beobachtung der Einwirkung der Chromsalze auf frische Kerne gemacht habe (s. unten, a, b), müssen zu dem Schluss führen, dass die Hervorbringung dieser Chromsalznetze durch eine theilweise Zerstörung der ursprünglichen Structur vor sich geht, unter Lösung oder Quellung der präformirten Gerüstbalken und Wiedergerinnung der so gelösten oder gequollenen Substanz in gleichmässiger Netzform. Ich verkenne aber nicht, dass bei dem letzteren Process eine Anlehnung an die Lage der ursprünglichen Gerüstbalken vorhanden zu sein scheint; ich behaupte also auch nicht, dass etwa durch die Chromsalze zunächst der ganze Kerninhalt in eine vollständig homogene Flüssigkeit verwandelt würde, in der dann freie Gerinnungen anschössen, sondern glaube, dass bei der anfänglichen Quellung die Topographie der Netzbalken einigermaassen erhalten werden kann. Aber auch so sind die Producte der Chromsalze dann doch nur unnatürliche Zerrbilder der wahren Structur. Auch schon allein der Umstand, dass Nucleolen, welche ganz sicher vital präformirt sind (s. unten, Nucleolen), durch die Chromsalze ebenso sicher zerstört werden und verschwinden, rechtfertigt die Behauptung, dass diese Reagentien für Studien über den natürlichen Bau von Zellkernen nicht maassgebend sein dürfen.

Es soll aber daran erinnert sein, dass es Zellenarten giebt, deren Kerne hierin eine Ausnahme machen (vgl. oben im I. Abschnitt, Eizellen, S. 34), indem die Chromsalze in ihnen die Structur ziemlich oder ganz getreu fixiren. Natürlich werden hierfür chemische Besonderheiten der Gerüstsubstanz in den betreffenden Kernen die Ursache sein können.

1) a. Archiv f. mikr. Anat. 1878. Bd. XVI, S. 337. b. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1879, Nr. 23, 18. Mai. c. Virchow's Archiv. Bd. LXXVII, 1879, S. 19. d. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII, 1880. S. 347.



Der Einfluss der Chromsalze auf die Theilungsfiguren der Kerne ist ebenfalls ein stark verändernder. Und dies ist verständlich, weil die Substanz, welche in den Gerüstbalken des ruhenden Kerns die Hauptmasse bildet, und bei der Chromsalzwirkung nach meiner obigen Deutung der Quellung und Wiedergerinnung unterliegt, dieselbe ist, welche ganz oder fast ganz die chromatische Kernfigur constituirt. Die letztere wird unter dem Einfluss dieser Reagentien bald ganz gelöst und verquillt in eine anscheinend homogene Masse, bald lassen sich noch Andeutungen von dem Fadenbau der Figur darin unterscheiden, bald mehr bald weniger deutlich, immer aber verzerrt und verwischt. Es ist zwar vollkommen richtig, was HENLE (52, S. 420) neuerdings bemerkt, dass an manchen Objecten[1]) die Kerntheilungsfiguren, und selbst ihre Phasen, auch nach Chromkalibehandlung erkennbar bleiben können, und dass sie auch dann, wenn

---

1) Aber nicht überall. An der Tritonlinse sind zwar, wie es HENLE fand, die Theilungsfiguren auch nach Chromkalibehandlung als solche kenntlich; in andern Geweben von Urodelenlarven aber (z. B. Hautepithel, Knorpel, Bindesubstanz) werden sie vielfach bei gleicher Behandlung ganz undeutlich. Dies kann ich nach vielen, direct darauf gerichteten Versuchen aussagen. Man überzeuge sich z. B. an einem lebend abgeschnittenen Kiemenblatt der Salamanderlarve zunächst durch Essig- oder Pikrinsäure, ob es reichliche Theilungen hat, dann sind sicher auch in allen übrigen Kiemenblättern solche vorhanden. Man schneide dann die übrigen Blätter ab, lege die einen auf einige Stunden in Chromsäure, die anderen ebenso lange in chromsaures Kali von 1—3 p. c. oder in MÜLLER'sche Flüssigkeit, und man wird an den Chromsäurepräparaten im Durchschnitt ebenso reichliche Theilungen finden, wie an dem ersten Versuchspräparat; an den Chromkalipräparaten aber wird man ohne Färbung meistens gar keine mehr erkennen und mit Färbung zwar hie und da solche in höchst desolatem Zustand diagnosticiren können, aber keineswegs in der Zahl, wie sie den übrigen Kiemenblättern entspräche.

Somit glaube ich im Recht zu sein, wenn ich gesagt habe: „Wer mit Chromsalzen Kerntheilungen suchen oder ausschliessen will, begiebt sich auf einen hoffnungslosen Irrweg" (33), obwohl ich gern die Einschränkung mache, dass dieser Weg an einzelnen Objecten nicht ganz hoffnungslos ist. — HENLE wünscht mit seinem Hinweis auf die Wirkung des Kali bichromicum an der Tritonlinse „einem ausgezeichneten, bequemen und darum mit Recht beliebten Conservirungsmittel seine Stelle gewahrt zu haben" (a. a. O. S. 421); diese Stelle möchte ich den Chromsalzen gewiss nicht bestreiten, ich suche sie nur nicht bei der Arbeit über Zelltheilungen. Für Zwecke, wo es auf letztere nicht ankommt, brauche ich die Chromsalze so viel wie früher und freue mich ihrer guten Eigenschaften. Aber selbst wenn sie für die Diagnose, ob überhaupt irgendwo Theilungen vorliegen, sichere Reagentien wären (was ich, wie gesagt, nicht zulassen kann), so würde ich sie auch für diese Diagnose nicht anwenden, weil sie die Kernfiguren auch im günstigsten Falle schlecht conserviren — wie dies ja von HENLE selbst zugegeben und in seiner Fig. 11 sehr treu illustrirt ist — und weil man mit ebenso leichter Mühe durch andere Reagentien viel bessere Formerhaltung erzielen kann.

sie durch dieses Reagens zu homogenen Klumpen geworden sind, sich noch durch starkes Färbungsvermögen vor den ruhenden Kernen auszeichnen. Aber für das Studium der Kerntheilung und auch nur für die Diagnose ihres Vorhandenseins wird man wohl schwerlich solche verstümmelte Exemplare benutzen wollen, da man weit besser erhaltende und ebenso bequeme andere Mittel zur Verfügung hat (vgl. Anmerkung).

Wasser wirkt auf die Balken der Kerngerüste in solcher Art aufquellend, dass sie ganz unsichtbar werden. So erhält man die bekannten Bilder blasser, anscheinend homogener, blasiger Kerne mit scharfer, aber sehr dünner Grenzwand, in deren Innerem nur die Nucleolen, unverändert oder noch mit verschärfter Lichtbrechung, deutlich bleiben, zuweilen auch durch Vacuolisirung oder anderweitig Veränderungen erleiden. Fig. E 2, S. 104 hier zeigt die Wasserwirkung, im Gegensatz zur Essigsäurewirkung, an einem Eizellenkern von Unio tumida. Eine vollständige Lösung und Deconstituirung der Gerüstbalken tritt aber bei der Wasserwirkung, zunächst wenigstens, nicht ein; denn ein in Wasser klar gewordener Kern zeigt bei nachträglichem Essigsäurezusatz wieder Gerüststränge in seinem Innern, doch meist in einer solchen Gestalt, dass schon einige Aenderung der natürlichen Disposition annehmbar ist.

Es schliesst sich hier noch die Frage an, ob die Gerüste überall einen Zusammenhang in sich haben, oder ob die chromatinhaltige Substanz auch discontinuirlich vertheilt sein kann. Mehrere Untersucher, so Schmitz (96 a), Strasburger (101) u. A., halten bisher daran fest, dass in vielen Kernarten auch isolirte, freie Körner oder Stäbchen neben den Gerüsten, oder auch als alleinige geformte Theile ausser den Nucleolen vorkommen sollen (vergl. Schmitz a. a. O., S 16 Anm.). Da eine Nachuntersuchung der verschiedenen pflanzlichen Objecte, die dafür in Frage kämen, mir bisher unmöglich war, so darf ich mir darüber keine endgültige Meinung erlauben; ich kann nur sagen, dass ich bei allen den Thierzellenkernen und den ziemlich vielen Pflanzenkernarten, die ich mit jetzigen besten Linsen und guter Tinction untersuchte, nichts finde, was jene Ansicht beweist, sondern nur Verhältnisse, die dagegen sprechen. Wo es mit einem schwächeren System oder schwächerer Tinction nach freien Körnern aussieht, erkennt man mit Zeiss $^1/_{18}$ oder Seibert $^1/_{16}$ im Farbenbilde noch verbindende Fädchen, und ergeben sich die scheinbar freien Körnchen als Knoten des Gerüstes oder als optische Durchschnittsbilder von Biegungen.[1]) Dass man aber an Geweben

1) Es darf hier nicht unbemerkt bleiben, dass Schmitz bei seiner oben erwähnten Angabe sich zum Theil (nicht durchweg) auf jene scheinbaren, sehr



im lebenden oder frischen Zustand über diesen Punkt nicht entscheiden kann, ist mit Rücksicht auf die Blässe solcher Objecte selbstverständlich, und ebenso, dass bei Kernen von kleinen Dimensionen eine solche Entscheidung mit heutigen Mitteln überhaupt unmöglich scheint.[1])

Die oben beschriebene, gerüstförmige Formation der Structuren gilt für die Hauptmasse der Kernarten. Es giebt aber besondere Fälle, in denen die Bestandtheile, die offenbar den Gerüsten gleichwerthig sind, auffallend abweichende und eigenthümliche Anordnung haben.

Der eclatanteste solche Fall ist der von Balbiani (5) beschriebene: die Speicheldrüsenkerne von Chironomuslarven. Die geformte chromatische Substanz im Kern hat hier die Anordnung eines relativ dicken Fadens, welcher deutliche Querschichtung zeigt und mit seinen beiden Enden in den zwei blasseren Nucleolen steckt, oder wenn die letzteren zu einem vereinigt sind, enden beide Enden des Fadens in diesem. Balbiani beschreibt öfter vorkommende streckenweise Spaltung des Fadens der Länge nach, sowie bei älteren Larven häufig Querzerfall desselben in mehrere Segmente. In der Nähe der Enden des Fadens in den Nucleolen finden sich, jedem dieser Enden umgelagert, zwei ringförmige Scheiben (renflements discoïdes oder anneaux, Balbiani), die nach ihren Reactionen aus derselben oder aus einer sehr ähnlichen Substanz bestehen, wie die Nucleolen. Wie Balbiani fand, färbt Methylgrün den Faden stark, die Nucleolen und Ringe gar nicht; Carmin und Hämatoxylin tingiren umgekehrt

---

feinen Körnungen bezieht, die ich früher als durch Reagentien bedingte, granulöse Gerinnungen aufgefasst hatte, jetzt aber (s. im Folgenden und Nr. 31, S. 52 ff.) als verfeinerte Fortsetzungen des Gerüstes erkannt habe. Ueber die Existenz und die Chromatinhaltigkeit dieser Dinge sind wir also einig, nur dass ich sie nicht für freie Körnchen halten kann.

1) Strasburger hat mir missverständlicher Weise über diesen Punkt eine sehr apodiktische Aeusserung zugeschrieben, die ich, so viel ich weiss, in dieser Form nie gethan habe. „Nach Flemming soll ein Zellkern niemals isolirte Körner führen, wo solche gegeben zu sein scheinen, habe man es immer mit optischen Durchschnitten von Fäden zu thun“ (Strasburger 101, S. 322). An der Stelle, die Strasburger hierfür anzieht (Nr. 30, S. 177), habe ich aber keineswegs den ruhenden Zellkern besprochen, sondern die knäuelförmigen Anfangsstadien der Kerntheilung, für welche Strasburger u. A. das Vorkommen von freien Körnern behauptet hatten und für welche ich dasselbe, jetzt wie damals, allerdings bestimmt in Abrede nehmen kann (vergl. dritten Abschnitt). Aber in Bezug auf den ruhenden Zellkern bin ich heute ebenso wie früher nur in der Lage zu sagen, dass ich in grossen und deutlich durchblickbaren Kernen keine freien Körner finde, sondern zusammenhängende Strangwerke, dass an vielen kleineren und ungünstigeren Kernen die Sache nicht auszumachen ist, und dass ich daher vor der Hand den Schluss wahrscheinlich finde, es werde sich bei den letzteren wie bei den ersteren verhalten.

die Nucleolen und Ringe stark, den Faden viel schwächer. Ich habe ausserdem Safraninfärbung versucht, welche beide Dinge, aber die Nucleolen stärker tingirt. Diese Reactionen liefern auch für diese Kerne eine Bestätigung meiner früheren Behauptung, die auch anderweitig (s. unten Nucleolen) leicht zu verificiren ist, dass die Nucleolen sich substantiell von dem Netzwerk unterscheiden.

Ich habe nicht versäumt, mir diese höchst interessante Kernstructur selbst genau anzusehen. Obwohl die Arten von Chironomus, die ich hier bisher auftreiben konnte [1]), offenbar weniger günstig sind wie Balbiani's Ch. plumosus — sie lassen an dem frischen Object im Blut des Thieres den Bau nur sehr undeutlich erkennen — so zeigte mir doch Behandlung mit Osmiumsäure, Essigsäure, Ameisensäure und den Chrom-Essig-Osmiumgemischen im Wesentlichen dasselbe, was Balbiani beschreibt. Ich kann nur an meinen Arten die Art der Einpflanzung in den Nucleolen, und die Anordnung und Beschaffenheit der Ringe nicht deutlich so erkennen, wie er sie darstellt, ferner finde ich die Querschichtung des Fadens nach allen den genannten Behandlungen nicht so regelmässig, wie sie seine Figuren zeigen. Damit soll gegen Balbiani's Darstellung nicht der mindeste Zweifel geäussert sein; auch das, was ich an meinen schlechteren Objecten sehen kann (Fig. 14, Taf. I), bestätigt mir jedenfalls die Hauptsache seiner Beschreibung.

Balbiani sagt mit Recht (a. a. O. S. 6): „Niemand werde daran zweifeln, dass dieser gewundene Faden den intranuclearen Fadengerüsten entspreche, die in anderen Kernen beschrieben seien.“ Er geht aber noch weiter; er äussert den Zweifel, ob die letzteren Bildungen anderer Kerne in natura wirklich netzförmig oder gerüstförmig seien, ob sie nicht vielmehr in diesen Zustand erst durch Reagentien gebracht würden. Balbiani findet nämlich, dass bei der Chironomuslarve die Kerne aller Gewebe eine ganz analoge Structur haben oder zu haben scheinen, wie die der Speicheldrüsen: so die grossen Kerne des Darmepithels, der Malpighi'schen Gefässe, aber auch der Muskeln, des Hypoderms u. a.; nur ist es hier wegen der geringeren Dimensionen weniger deutlich. Bei verlängerter Wirkung der Reagentien verwischt sich die Querschichtung des Fadenknäuels. Balbiani hat zuweilen beobachtet, dass nach der Wirkung von Essigsäure und anderer Reagentien die Windungen des Stranges in den Chironomuskernen sich agglutinirten und so eine netzförmige Anordnung entstand. Er denkt deshalb, dass die Knäuelanordnung der chromatinhaltigen Stränge überhaupt in allen Kernen die Regel

1) Eine weisse und eine grössere röthlich gefärbte Larve; die Bestimmung ist noch nicht gelungen.



sein möchte, die Gerüste stets Reagentienproducte; er will zwar die Existenz wahrer Gerüste nicht leugnen, glaubt aber, dass sie seltener ist, als gewöhnlich angenommen wird (S. 7).

Ich habe die Kerne der verschiedenen Gewebe bei den mir zugänglichen Chironomusarten geprüft und kann Balbiani durchaus darin zustimmen, dass die grösseren darunter ganz ähnlich beschaffen zu sein scheinen, wie die der Speicheldrüsen, die kleineren, so weit sich ihre Structur erkennen lässt, jedenfalls ebenso beschaffen sein können. Aber eine Verallgemeinerung dieser Verhältnisse, wie sie Balbiani versucht hat, scheint mir nicht durchführbar. Der Gegenstand schien mir so wichtig, dass ich mich dafür nicht mit meinen früheren Beobachtungen begnügt, sondern neue solche mit Hülfe der Linse $^1/_{18}$ von Zeiss angestellt habe. Die Knorpel-, Bindegewebs- und Hodenkerne von Salamandra sind so gross, wie viele der Chironomuskerne, in denen man deutlich den Fadenknäuel sehen kann; bei Salamandra sind zwar die Innenstructuren des Kerns, wie erwähnt, im lebenden oder frischen Zustand recht blass, aber doch bei gutem Licht und gut regulirter Abblendung immerhin so deutlich, dass, wenn hier eine ähnliche Knäuelanordnung existirte, wie bei Chironomus, man auch etwas davon bemerken müsste. Dies ist aber nicht der Fall. Wenn man ferner Reagentien (geeigneter Art) hinzusetzt und ihre Wirkung unter dem Auge vor sich gehen lässt [1]), so sieht man bei der ersten Action des Reagens (z. B. Säure) auch sofort zusammenhängende Gerüste entstehen. Man sollte doch erwarten, dass solche Reagentien, die in den Kernen von Chironomus den Fadenknäuel und seine Structur erhalten, dies auch einigermaassen in den Kernen der Amphibien thun müssten, wenn hier ein solcher existirte. Bei Behandlung mit dem erwähnten Chromsäure-Essig-Osmiumgemisch oder Chromsäure, auch bei prolongirter Wirkung, finde ich an Chironomuspräparaten die Knäuelanordnung und die Querschichtung des Fadens durchgehend recht gut erhalten, nicht nur an den Speicheldrüsen, sondern auch an den mittelgrossen Kernen anderer Gewebe. Niemals aber finde ich etwas Gleiches bei ruhenden Salamanderkernen. Ich erinnere ferner an die sehr grossen Kerne der Hautfettdrüsen von Triton und Salamandra („Riesenkerne“, Klein), wo schon am ganz frischen Object ohne differenten Zusatz die deutlichste, gerüstförmige Gitterstructur vorliegt; ich verweise dafür auf Fig. D hier (oben) und auf die bezüglichen Zeichnungen Klein's (62),

---

1) Balbiani (S. 7) scheint anzunehmen, dass dies von den bisherigen Untersuchern des Kerns versäumt worden sei. Ich erinnere daran, dass ich dies Verfahren bereits bei meinen ersten Arbeiten über den Kern ganz besonders cultivirt habe (28a, 29).

die ich nach eigener Untersuchung bei Triton durchaus getreu zu nennen habe.[1]) Die Verhältnisse sind hier von solcher Grösse [2]), dass man die Knäuelanordnung sehen müsste, wenn sie existirte. Weiter mag noch auf die Kerne frisch untersuchter Eizellen vieler Wirbelloser (Echinodermen, Mollusken) verwiesen sein, in denen sich ebenfalls keine knäuelförmige Disposition, sondern unregelmässige Gebälke zeigen (z. B. Fig. E hier).

Für die meisten Organismen und Gewebe, die kleinere Kerne haben, wird dieser Punkt für jetzt nicht näher zu eruiren und vielleicht niemals ganz aufzuklären sein. Aber in summa muss doch wohl gesagt werden, dass bis jetzt in der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Kernformen Balkengerüste oder unregelmässige Stränge, und nur bei einer Arthropodenlarvenform Fadenknäuel im ruhenden Kern gefunden worden sind, die letztere Anordnung demnach nicht als die typische hingestellt werden kann. Damit aber verliert die Entdeckung Balbiani's gewiss nicht ihr hohes Interesse. Denn sie zeigt, dass bei einer Thierform (wenigstens der Larve) die Kerne aller oder der meisten Gewebe dauernd einen Zustand ihrer Innenstructur bewahren können, sehr ähnlich demjenigen, welchen die chromatische Kernsubstanz in den Anfangs- und Endstadien der Zelltheilung annimmt. Es wird sich durch Vergleichung anderer Thierformen, vorerst Arthropoden, gewiss bald ergeben, ob ähnliche Verhältnisse eine weitere Verbreitung haben.

Die weiteren Mittheilungen Balbiani's über den inneren Bau (Querschichtung) des Kernfadens bei Chironomus finden im nächsten Paragraphen Besprechung.

Ein anderer, sehr merkwürdiger Fall von besonderer Lagerung der chromatischen Substanz in Zellkernen betrifft die als „äussere Körner" bekannten Kerne der Stäbchenzellen in der siebenten Schicht der Retina des Säugethierauges. Nach Henle's Entdeckung (50, 1864), die seitdem durch Viele (Ritter 91, M. Schultze 97, Merkel 78, G. Wagner [siehe 99], W. Krause 64—66, Schwalbe 99, Dennissenko 17) nachgeprüft und bestätigt ist, zeigen sie eine Querschichtung der Art, dass zwei Substanzen von verschiedener Lichtbrechung und Beschaffenheit in ihnen mit einander abwechseln.

Dass die „äusseren Körner" kleine längliche Mittelkörper von Zellen sind, und dass die quergeschichteten Körper, welche die Haupt-

---

1) Diese Abbildungen Klein's stellen zwar Präparate vom geheizten Objecttisch dar, die frischen Kerne ohne Erwärmung gewähren aber den gleichen Anblick.

2) Diese Kerne sind bei Triton wie bei Salamandra nach Färbung mit blossem Auge sichtbar.

masse davon ausmachen, das Wesen von Kernen dieser Zellen haben, wird heute schwerlich Jemand bezweifeln. Früher herrschte in dieser Beziehung eine gewisse Vorsicht, ja RITTER 91, S. 98) erklärte sogar besonders, dass die äusseren Körner „keine Zellen seien und keine Kerne enthalten". Seit MAX SCHULTZE's Arbeiten sind diese Scrupel wohl allgemein geschwunden; SCHWALBE bezeichnet die Körner ohne Weiteres als „kernhaltige Anschwellungen", und wenn es noch eines Beweises für diese ihre Natur bedürfte, so würde ihn jede gute Kerntinction eines Retinaquerschnittes liefern; was sich so färbt, wie dies die stark lichtbrechenden Querschichten eines äusseren Korns thun, das können wir nach heutiger Sachlage als chromatische Kernsubstanz betrachten, wenn dies mit der sonstigen Anordnung stimmt, und das ist ja hier der Fall.

Bekanntlich wurde früher die natürliche Präformation dieser Querschichtung bezweifelt; noch 1872 vermuthete MAX SCHULTZE in ihr eine Leichenerscheinung (97). Jetzt sind solche Zweifel aufzugeben auf Grund der vielen seitherigen Prüfungen ganz frischer Netzhäute durch HENLE selbst, MERKEL, RITTER, KRAUSE, SCHWALBE u. A. Ich sehe die Querschichtung deutlich ausgesprochen an frischen, dem noch warmen Auge entnommenen Retinen von Kaninchen, Katze, Meerschwein und Wiederkäuern, im ausgetropften Humor vitreus des Thieres, in dem Zustand, wo die Netzhaut eben aus dem durchsichtigen in das opake Verhalten übergeht. Später wird die Schichtung der Körner, wie vielfach bei den genannten Autoren erwähnt ist, undeutlich, und diese nehmen ein mehr „feinkörniges" Aussehen an.

Dass die stark lichtbrechenden Querschichten sich gegen Färbung wie die chromatische Substanz anderer Kerne verhalten, habe ich 1876 (28a) beschrieben und hat W. KRAUSE (66) bestätigt; es ist dies, besonders mittelst Anilintinctionen, sehr leicht festzustellen. Früher habe ich dafür Chromsäure- oder Alkoholhärtung, Schnitte und HERMANN'sche Tinction benutzt; da aber (s. unten) bei vielen Thieren die Querschichtung der Körner durch diese u. a. Härtungsmittel leidet, so benutzt man bequemer und sicherer das frische Präparat: man zupft frische Retina in ausgetropftem Humor vitreus, sucht sich Stellen, wo äussere Körner frei liegen, und zieht Methylgrün oder Gentianaviolett in schwach-essigsaurer Lösung, oder SCHNEIDER'sches Essigcarmin unter das Deckglas. Die stark lichtbrechenden Scheiben färben sich sehr rasch, die blassen bleiben völlig farblos; Fig. F und Fig. 77 Taf. V veranschaulicht das Bild (von der Katze) vor und nach solcher Färbung.

Die chromatischen Querscheiben — wie man sich demnach am einfachsten ausdrücken kann — finde ich, wie es auch die meisten

der genannten Forscher beschrieben haben, theils zu zwei[1]) in je einem Kern, so dass sie die Pole desselben einnehmen (Fig. 77, oben, Fig. F 1 a, 2 a), also eigentlich nicht scheibenförmig, sondern ungefähr planconvex geformt; theils noch eine dritte Scheibe zwischen diesen beiden, etwa durch die Mitte des Kerns gehend (Fig. 77 unten, Fig. F 1 c). Beides kommt bei Meerschwein, Kaninchen und Katze an der gleichen Retina neben einander vor.

Die bisherigen Abbildungen der Untersucher stellen die Querschichten als von glatten, ebenen oder gewölbten Flächen begrenzt dar. Ganz so habe ich sie nie gefunden; auch am frischesten Präparat sind die Flächen (Untersuchungen mit Zeiss $^1/_{18}$) uneben, hie und da kann man kleine Fortsätze von ihnen ausgehen sehen (Fig. 77, Taf. V) und an Körnern, die genau längs auf dem Objectglas orientirt lagen, fand ich in einzelnen Fällen wirkliche Brücken zwischen den chromatischen Scheiben.

Die Veränderlichkeit dieser Structur nach dem Absterben und bei Reagentienwirkung ist, wie schon frühere Untersucher (Henle, Krause, Schwalbe) bemerkt haben, bei verschiedenen Thieren ungleich. Am widerstandsfähigsten finde ich die äusseren Körner bei der Katze. Am ganz frischen Präparat liegen hier die Querscheiben an den Polen des Kerns seiner Wandung meistens dicht an (Fig. 77, Taf. V) und erhalten sich lange in dieser Lage. Beim Kaninchen und Meerschwein sehe ich dagegen schon vom ersten Anfertigen des Präparats an die chromatischen Portionen von der Kernwand getrennt liegend (Fig. F) und zwischen ihnen und dieser Wand feine Körnungen in ziemlicher Menge, welche auch zwischen den einzelnen chromatischen Portionen vorkommen (ebenda). Diese Körnchen sieht man sehr gut auch bei Kernen, welche vom Pol betrachtet werden (Fig. F, 1 d); der mittlere, grosse, von Körnchen umgebene Körper ist hier nicht etwa ein Nucleolus, sondern das Polbild der chromatischen Scheiben. — Lässt man durch ein frisches Präparat von der Katze Essigsäure-Methylgrün strömen, so ändert sich mit der ersten Wirkung des Reagens alsbald das Bild von Fig. 77 links zu Fig. 77 rechts: die chromatischen Scheiben, indem sie sich stark lichtgrün tingiren und stärkeren Glanz erhalten, ziehen sich nach einwärts etwas von der Kernwand ab, so dass die letztere sehr deutlich wird. Dabei färbt sich weder die Kernmembran,

1) Vergl. die Fig. 8 c Taf. 14 bei Max Schultze (97), die jedoch, wie fast alle Abbildungen M. Schultze's von der Retina, eine starke Neigung zu schematischer Darstellung zeigt. Der schmale Mittelstreif, der in der Figur als dunkler imponirt, soll vielmehr offenbar gerade die helle Lücke in der Mitte meiner Figur F, 2 darstellen.

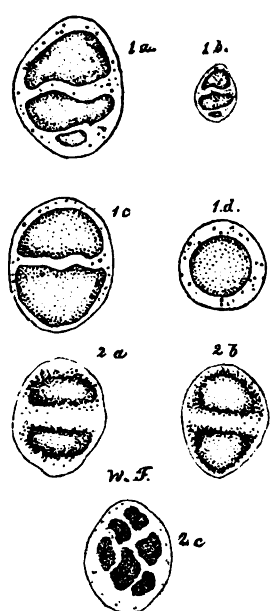


noch die feinen Körnungen mit, die zwischen den chromatischen Scheiben und der Membran etwa schon aufgetreten sind.

Diese letzteren, regelmässigen Bilder erzielt man bei der Katze auch durch Fixirung der Netzhaut mit Chromsäure ($^1/_4$ p. c.) oder Alkohol, und ich finde sie ebenso noch an gefärbten Schnitten von Chromsäurepräparaten, die nach Auswaschung mehr als ein Jahr lang in Alkohol gelegen hatten.

Bei anderen Thieren ist die Structur viel empfindlicher. Die äusseren Körner vom Meerschwein und Kaninchen sehen, wie gesagt, schon gleich nach Anfertigung des Präparats in Humor vitreus sehr ähnlich aus (Fig. F), wie die der Katze nach Essigsäurewirkung (Fig. 77, Taf. V), und es ist also daran zu denken, ob nicht schon das Bild der Fig. F eine erste Veränderung des Naturzustandes repräsentiren kann, der bei diesen Thieren vielleicht ebenso, wie bei der Katze, einer Anlagerung der chromatischen Substanz an die Kernenden entsprechen mag. Mag dies sein oder nicht, jedenfalls verändern sich dann diese Kerne beim Kaninchen, Meerschwein und Kalb sehr viel rascher als bei der Katze; die Formen der chromatischen Stücke werden bei ersteren bald immer unregelmässiger, es tritt dann, wie es schon Henle und Schwalbe[1]) beschreiben, eine Zertheilung in mehrere bis viele, ganz ungleich geformte Portionen auf, die den Kernen ein grobgranulirtes Ansehen giebt.

Fig. F.



Stäbchenzellenkerne der Retina.

1 a. Meerschwein, ganz frisch in Humor vitreus. Vergrössert dargestellt. Querscheiben schon von der Kernmembran retrahirt.

1 b. Dasselbe Object in der Grösse, wie sie Zeiss hom. Imm. $^1/_{18}$ mit Oc. I ergiebt; etwas später gezeichnet, die Form der Querscheiben hatte sich schon etwas geändert.

1 c. Wie 1 a, hier 3 Scheiben.

1 d. Ebensolcher Kern, vom schmalen Ende gesehen.

2 a. Kaninchen, Stäbchenkern frisch in Humor vitreus. Hier sind alsbald rauhe Körnungen um die Scheiben entstanden.

2 b. Ebenso, Exemplar mit regelmässiger Form der Scheiben, die sich aber bald verwischte.

2 c. Kaninchen, nach Einziehen von Essigsäure-Methylgrün. Die Scheiben sind in Brocken zerfallen, diese tingirt. (Vergl. Taf. V, Fig. 77 und 76.

1) a. a. O. S. 420—421.

Diesen Zerfall bewirken auch viele Reagentien; indem die Zerfallportionen dann in diesen noch schrumpfen und theilweise wieder mit einander verbacken werden, können an gehärteten und gefärbten Retinen Bilder in diesen Kernen entstehen, die einem gewöhnlichen gleichmässig vertheilten Kerngerüst sehr ähnlich sehen, und die man mit solchem verwechseln könnte, wenn man ihre Entstehung nicht kennte.

Bei Färbung frischer Zupfpräparate vom Kaninchen und Meerschwein mit Essigsäure-Methylgrün färben sich nur die Scheiben, welche hier, wie gesagt, gleich von Anfang von der Kernmembran retrahirt gefunden werden; die Körnchenmassen, die zwischen ihnen und der Membran aufgetreten sind, bleiben auffallender Weise auch hier ungefärbt, wie die Membran selbst, dasselbe, was vorher von der Katze bemerkt wurde. Dass diese Dinge wirklich farblos bleiben, constatirt man sofort durch das Farbenbild des Beleuchtungsapparats. Die Erscheinung ist nicht ohne Weiteres erklärlich, denn bei der Katze liegen, wie gesagt, die chromatischen Scheiben im Lebenszustand wohl immer der Membran an, retrahiren sich von ihr erst beim Absterben; so wird es also wohl auch bei anderen Thieren sein, nur dass hier die Retraction rascher erfolgt. Die Körnchen nun, die dann in dem Zwischenraum erscheinen, können nach jenem Färbungsverhalten nicht einfach abgesprengte Portionen der Scheiben sein, sonst müssten sie sich wie diese tingiren; entweder sind sie also Gerinnungen, die rasch in dem entstandenen Zwischenraum anschiessen, oder, wenn sie von den chromatischen Scheiben stammen, so müssen sie mit der Ablösung ihre Beschaffenheit verändert haben.

Von der menschlichen Netzhaut habe ich bisher die Querschichtung der Körner, die hier von Ritter (a. a. O.) und Anderen gesehen ist, nicht studiren können; bei den vier menschlichen Retinen, die ich in den letzten Jahren[1]) 15—25 Minuten nach der Exstirpation erhielt, war die sofortige frische Untersuchung nicht thunlich. Die Bulbi wurden sofort aequatorial halbirt und in Osmiumsäure 1 p. c., Chromsäure 1/6 p. c. und Alkohol absolutus gelegt. An keinem der Präparate fand ich, weder kurz noch lange nach dem Einlegen, die Querschichtung der äusseren Körner kenntlich erhalten; an den Alkohol- und Chromsäureobjecten sehen dieselben körnig-reticulirt aus.

Mit Osmiumsäure, welche nach Schwalbe (a. a. O. S. 420) die Querschichtung der Stäbchenkörner verdeutlicht, habe ich diesen Erfolg nicht erzielen können. In schwachen wie in stärkeren Lösungen derselben, bei kurzer wie bei längerer Einwirkung (0,1 bis

---

1) Die Bulbi verdanke ich der Güte meines Collegen Völckers.

1 p. c.), verschwand an den äusseren Körnern des Kaninchens die Schichtung und diese zeigten Bilder, ganz wie ich sie bei Osmiumwirkung auf andere Zellkerne finde: die Stäbchenkörner sind etwas rundlich aufgequollen, zeigen eine zarte, aber scharfe Kernmembran, der Inhalt erscheint homogen bis auf einen kleinen Nucleolus — manchmal auch zwei oder drei — welche ich allerdings nur mit Oelimmersionen und bestem Licht, dann aber auch ganz deutlich sehe (Fig. 76, Taf. V). Wo diese Nucleolen localisirt waren, ob in den jetzt verschwundenen chromatischen Portionen oder ausserhalb derselben, ist nicht auszumachen, denn bei anderer Behandlung oder am frischen Object kann man nichts von ihnen erkennen. Ihre Existenz muss ich aber, abweichend von SCHWALBE (a. a. O. S. 421), auf Grund der Osmiumwirkung sicher annehmen. Auch an den Osmiumpräparaten der erwähnten menschlichen Retina, welche vortreffliche Conservation aller Theile zeigen, sind Nucleolen in den Stäbchenkörnern [1]) deutlich zu sehen (Fig. 76b). SCHWALBE sprach den Stäbchenkörnern auch eine Membran ab. Die Bilder, welche die Essigsäure giebt (Fig. 77, Taf. V), scheinen mir aber die Existenz einer solchen zu bewähren, ebenso wie schon die frischen Bilder vom Kaninchen und Meerschwein (Fig. F); freilich wollen alle mit sehr guten Systemen untersucht sein. Die zarte Hülle, die hierbei erscheint, kann nicht etwa blos als der dünne Mantel von Zellsubstanz genommen werden, welcher den Kern umgiebt, denn sie setzt sich auch an den schmalen Enden des Kerns (vgl. die Figuren) continuirlich rund um diesen fort. Auch sieht man bei gutem Licht noch recht wohl die Zellsubstanz um diese Hülle her. Letztere färbt sich bei Tinction, wie gesagt, nicht mit.

W. KRAUSE (65 S. 161) beschreibt die Grenzflächen der Querschichten als concav oder gewölbt, fasst diese demnach der Form nach als biconcave, concav-convexe und convex-convexe Linsen auf. Ich stimme DENNISSENKO (a. a. O. S. 407—409) darin bei, dass ich eine derartige Regelmässigkeit der Form auch mit ZEISS $^1/_{18}$ nicht feststellen kann, auch nicht an ganz frischen Präparaten und auch nicht bei der Katze, die in diesem Punkt besonders deutliche und schwer veränderliche Verhältnisse bietet (s. oben); meine Figuren zeigen, möglichst treu nach der Natur, die unregelmässigen Formen der Querscheibenflächen. Wo bei der Katze eine dritte, mittlere Scheibe existirt, sind deren Flächen oft regelrecht plan, abgesehen von den erwähnten kleinen Rauhigkeiten (Fig. 77). So auch vielfach bei nur zweischichtigen Kernen. Wenn man auch bei anderen eine mehr

1) Verwechselung mit Zapfenkernen oder anderen Kernen der 7. Schicht natürlich vollständig ausgeschlossen; Isolationspräparate.

gehöhlte oder gewölbte Form der chromatischen Stücke findet, so lässt sich schwerlich entscheiden, ob dies, oder ob die mehr plane Form eine Veränderung des Naturzustandes ist, denn man trifft Beides nebeneinander schon am frischesten Präparat und ebenso an Reagentienpräparaten, falls sie überhaupt die Schichtung erhalten haben. — DENNISSENKO hebt besonders hervor, dass die Querschichtung „nicht durch das ganze Korn hindurchreiche." Er ist damit insofern im Recht, als dies bei absterbenden und bei Reagentienpräparaten, wie Fig. F und die Essigsäurebilder Fig. 77 hier, in der That nicht der Fall ist; bei den letzteren aber ist dies offenbar eine Veränderung, eine Retraction der chromatischen Substanz von der Kernmembran, wie es der Vergleich mit dem frischen Zustand (Fig. 77 links) sofort zeigt, auch findet man an alten, gut conservirten Chromsäurepräparaten von der Katzennetzhaut die Querschichtung oft noch ganz hindurchreichend. Beim Kaninchen und Meerschwein erscheinen von der Membran losgetrennte Querscheiben allerdings schon am frischen Präparat in Humor vitreus (Fig. F), es lässt sich aber nicht behaupten, dass dies nicht schon eine Veränderung sei. DENNISSENKO hat, soviel ich aus seiner Arbeit sehe, wesentlich nur an Reagentienpräparaten gearbeitet, womit sich sein Befund also erklärt. Entgegentreten muss ich ihm darin, dass er die Querschichtung als nur an einer Seite des Korns liegend auffasst.[1]) Auch bei Längsansichten der Körner kann man mit guten starken Linsen schon durch Tiefeneinstellung das Gegentheil feststellen, und ganz beweisend gegen jene Ansicht sind die Ansichten vom Pol (dem schmalen Ende) des Korns (Fig. F, 1 d), wo man deutlich sieht, dass die Substanz der Querscheiben die ganze Mitte des Kerns durchsetzt, und sie zum Ueberfluss noch durch Färbung kennzeichnen kann gegen die helle Schicht, die sie rings von der Kernwand trennt. —

Alles in Allem hat man hier eine Kernform, in der die chromatische Substanz in einer ganz eigenthümlichen, sonst nirgends vertretenen Weise in Form von Querabschnitten vertheilt ist; in einer Weise, die offenbar irgendwie der physiologischen Function angepasst, oder doch durch sie bedingt sein muss. Denn dass die Sache irgend eine optische Bedeutung hat, wird man bei der Constanz dieses Verhaltens bei verschiedenen Säugethieren nicht bezweifeln können, wenn auch die Querportionen keine ganz regelmässig ge-

1) So wenigstens muss ich DENNISSENKO's Darstellung verstehen. Er sagt z. B. S. 408: „das Korn liege an Zupfpräparaten meist mit der Seite nach oben, an der die Querstreifung sich befinde", und erklärt sich, am gleichen Orte, die Entwicklung der letzteren dadurch, dass „die Körner in einer bestimmten Periode eine Knickung erleiden, wobei von aussen Protoplasma sich von einer Seite hineinfalte und später als Querleistchen auftrete".



formten Linsenflächen zu haben brauchen. Es ist aber zu berücksichtigen, dass eine allgemeinere Bedingung für die Sehfunction des Wirbelthierauges in dieser Structur der Stäbchenkerne nicht gesucht werden kann, da diese bekanntlich bei anderen Wirbelthierklassen nicht vorkommt. An der ganz frischen Amphibienretina finde ich ebensowenig, wie meine Vorgänger, eine Spur von Querschichtung dieser Elemente.

Da die Erkenntniss, dass die besprochenen quergeschichteten Dinge wahre, nur eigenthümlich gebaute Zellkerne sind, auf einen ernsthaften Widerspruch nicht mehr stossen kann, so darf man wohl fragen, wie lange noch der veraltete und ungeeignete Name „äussere Körner, Stäbchenkörner" auf sie angewendet werden soll, und ob man sie nicht endlich als das, was sie sind, Stäbchenzellenkerne oder kurz Stäbchenkerne, und die anders beschaffenen Kerne der 7ten Netzhautschicht als Zapfenkerne und Stützsubstanzkerne bezeichnen will.

Ein anderer Fall, der freilich eine ganz besondere und besonders modificirte Kernform betrifft, liegt bei den Köpfen von Spermatozoen vor. Hier hat Miescher (81) bei mehreren Fischen (Lachs, Karpfen, Hecht) eine helle, in Chinolinblau nicht färbbare Innenpartie des Kopfes gefunden, in der sich noch ein centrales Stäbchen sehen lässt, letzteres in Verbindung mit dem Mittelstück der Samenzelle. Aehnliches fand Miescher an den Spermatozoen von Hund und Stier angedeutet. Eimer (24) beschrieb gleichzeitig einen hellen Centralstrang im Kopfe des Samenfadens bei Fledermäusen und am hinteren Theil des Kopfes eine Eintheilung in quere, abwechselnd hellere und dunklere Bänder (s. Eimer's Fig. 3a von Synotus Barbastellus), wie sie andeutungsweise schon früher von Valentin, Hartnack, Grohe bei anderen Säugethieren gesehen waren.

Wieder abweichend gebaut sind die viel untersuchten Samenfädenköpfe beim Meerschwein, in denen sich ebenfalls eine stärker lichtbrechende und färbbare Substanz von einer blasseren unterscheidet, aber in anderer Vertheilung, so, dass die erstere Substanz den gebogenen Schnabel des Kopfes und eine einseitige Schale bildet. — Ich verweise für diesen wichtigen Gegenstand, über den ich noch nicht hinreichende eigene Studien machen konnte, auf die genannten Autoren und auf Hensen (49), der auf S. 88 Abbildungen der Miescher'schen Structuren und der Meerschweinsamenfäden giebt. — An den grossen, spiessförmigen Samenfädenköpfen des Salamanders ist, wie länger bekannt[1]), die äusserste feine Spitze

1) Dargestellt z. B. bei v. la Valette St. George, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. II. Taf. XIV. Fig. VII, 6.



anders beschaffen und auch anders tingirbar, wie die Hauptmasse. Sonstige Structur vermag ich darin bis jetzt nicht nachzuweisen. Für die Formerscheinungen in der Entwickelung der Samenfädenköpfe bei Säugethieren u. a. verweise ich auf MERKEL [1]), v. BRUNN [2]) und W. KRAUSE (66, S. 89). Ihre Beziehungen zu den entsprechenden Processen bei Amphibien (31, S. 233), sowie zu den oben erwähnten Structuren der fertigen Köpfe bedürfen noch näherer Untersuchung.

Ein complicirterer Bau im Inneren des Zellkerns im Allgemeinen ist von EIMER (23) angenommen worden. Er hat die von ihm (22, 23, 24a) und AUERBACH (3) entdeckten, geformten Bildungen im Innern des Kerns, die Beide anfangs als freiliegende Körnchen auffassten, in der erwähnten Arbeit zwar im Einklang mit FROMMANN's, HEITZMANN's und meinen Angaben (S. 28, 28a, 29) als optische Bilder eines Gerüstwerks anerkannt, schrieb ihnen aber eine eigene und regelmässige Anordnung zu. Er liess die Fäden zu den einfachen Nucleolen, oder wo mehrfache sind, zu diesen gleichmässig radiär angeordnet sein und helle Räume „Hyaloide" um die Nucleolen bleiben, welche von den Fäden durchsetzt seien; auch stellte er an den übrigen, nicht radiär geordneten Theile der Netzwerke eine noch viel gleichmässigere und zierlichere Disposition dar, als dies später KLEIN gethan hat.

E. VAN BENEDEN hat seitdem (8, S. 31 ff.) einen Befund mitgetheilt, welcher mit den Bildern EIMER's theilweise zusammenfällt und welchen er auch auf diese bezieht. In den Ektodermzellen des Kaninchenkeims (Stade IV VAN BENEDEN) fand er nach Behandlung mit Pikrocarmin, Osmiumsäure, Goldchlorid oder KLEINENBERG'scher Flüssigkeit einen centralen hellen, bei Tinction weniger colorirten Raum („Corps médullaire du noyau"), umgeben von einer stärker tingirten Schicht des Kerns. Er nimmt an, dass es nichts Anderes sei als das EIMER'sche Hyaloid (S. 33). Er stellt ausserdem deutlich in den Kernen Stränge und Körperchen von unregelmässiger Form dar, die wohl ohne Zweifel den sonst vorkommenden Kerngerüsten entsprechen, obwohl nach VAN BENEDEN ein deutlicher Zusammenhang derselben untereinander nicht zu sehen ist. [3]) Zuweilen beobachtete VAN BENEDEN einigermaassen radiäre Anordnung jener

1) Unters. aus dem anatomischen Institut zu Rostock. 1874. S. 26.

2) Arch. f. mikrosk. Anat. 1876. S. 528.

3) Ein solcher braucht ja auch nicht überall zu existiren, oder nicht überall erkennbar zu sein. Vergl. oben.



Stränge (S. 32), diese kann aber nach seinen Zeichnungen mit den sehr regelmässigen Formationen, die EIMER beschrieb, kaum einen Vergleich aushalten.

Ich kann nach meinen Erfahrungen nicht annehmen, dass Structuren der erwähnten Arten als typische Bauverhältnisse des Kerns gelten können, und habe dies schon früher vertreten (29, S. 353), womit gewiss keinerlei Zweifel in die Richtigkeit der Darstellung gesetzt wird, welche die Autoren von ihren Präparaten gaben und womit ich nicht in Abrede stelle, dass es sich an einzelnen Objecten so verhalten mag.[1]) Bilder, welche sich denen EIMER's annähern, habe ich bisher nur hie und da bei Anwendung von chromsauren Salzen erhalten, von denen gezeigt ist (s. oben), dass sie die natürlichen Bauverhältnisse des Kerns stark zu verändern pflegen. An lebenden oder ganz frisch überlebenden Kernen, so weit sie überhaupt die Innenstructur erkennen lassen, von denen ich eine ganze Menge verschiedener Arten darauf untersucht habe[2]), ist stets eine unregelmässige Anordnung der Gerüste zu sehen und wird durch Essigsäure, Chromsäure, Pikrinsäure, Osmiumsäure, Alkohol und Goldchlorid im Wesentlichen in gleicher, nur schärferer Form fixirt.

So kann ich auch der Deutung VAN BENEDEN's nicht ganz zustimmen. Es ist unten (Reagentien) erwähnt, dass man oft an mit Pikrinsäure behandelten und gefärbten Kernen, sowie an mit Salzsäure ausgezogenen Chromsäure-Hämatoxylinpräparaten die Mitte des Kerns lichter und das Gerüst mehr gegen den Umfang retrahirt findet; dies sind, nach dem Vergleich frischer oder besser fixirter Objecte, jedenfalls Veränderungen des Naturzustandes. Auf den ersten Blick glaubte ich in VAN BENEDEN's Bildern das Gleiche vor mir zu haben, obwohl er andere Reagentien benutzt hat. Aber nach seiner präcisen Beschreibung und nach der scharfen Abgrenzung, in welcher er die „corps médullaires" zeichnet, glaube ich mich zu dieser Annahme nicht berechtigt, und da ich selbst bis jetzt nicht dazu kommen konnte, junge Kaninchenkeime mit den betreffenden Mitteln zu prüfen,

---

1) Vergl. EIMER's Beobachtungen an lebenden Opisthobranchierlarven, cit. in 29, S. 353.

2) Kerne vieler verschiedener Gewebe an Larven und Blasen von Salamandra, von Raninen; frische Ovarieneikerne von Säugethieren (vgl. auch BALBIANI, 5, Fig. 1), Echinodermen, Lamellibranchiaten; frisch überlebende Ganglienzellenkerne von Säugethieren; Speicheldrüsenkerne von Chironomus (vergl. BALBIANI, 5); Kerne frisch isolirter Hodenepithelien von Amphibien und Säugern; Kerne der Zellen des Knochenmarks und der Milz, ohne differenten Zusatz und mit Controle durch Reagentien, u. a. m.; ich habe überhaupt bei noch vielen anderen Objecten auf diesen Punkt geachtet.



kann ich nichts dagegen einwenden, dass an diesen Kernen junger Ektoderme [1]), und vielleicht noch an anderen, wirklich derartige helle Binnenportionen als Natur vorkommen mögen.

Aber durchgehende, typische Bauverhältnisse des Zellkerns können das nicht sein; sonst müsste man bei den vielen verschiedenen Kernarten, die ich und Andere untersucht und beschrieben haben, doch wenigstens Andeutungen davon finden, zumal bei solchen, die durch ihre Grösse weit günstiger sind. Ich erinnere auch an die Kerne der Chironomuslarven (s. o.), die zwar eine ganz eigene und in ihrer Art regelmässige Formation ihrer Innenstränge, aber nichts darbieten, was als helle Mittelportion des Kerns zu deuten wäre.

Die Anschauungen über den Bau des Zellkerns, welche Arndt (1, 1876) veröffentlicht hat und welche von der hier gegebenen Darstellung weit abweichen, kann ich in keiner Weise bestätigen und finde ebensowenig in den Arbeiten Anderer etwas, das zu ihren Gunsten spräche.[2])

Dass es homogen beschaffene Zellkerne gäbe, wie dies viele frühere Angaben besagen, ist nicht erwiesen. Höchstens kann es vielleicht von den Kernen stark verhornter Epithelien in Epidermis und epidermoidalen Organen gelten, an Orten, wo die Kerne selbst in der Mitverhornung oder im Untergang begriffen sind, wie in den betreffenden Uebergangsschichten der Oberhaut, im Nagel, in der inneren Wurzelscheide des Haares. Die Kerne der menschlichen Mundepithelplatten, die häufig für homogen ausgegeben werden, sind es nicht, sie enthalten noch Reste von Structur, wenn auch verdichtet und undeutlich [3]); nur die Kerne der obersten Schichten lassen oft auch davon nichts mehr erkennen, aber diese kann man nicht mehr lebendige Zellkerne nennen. — Sonst möchte ich behaupten, dass alle Fälle, in denen Zellkerne homogen aussehen, nur scheinbar und durch ungenügende Untersuchungsmittel oder verändernde Reagentienwirkung bedingt, oder aber solche sind, wo Klein-

---

1) Präparate von älteren Kaninchenkeimen, sowie Hühnerkeimen, welche mit Chromsäure, Pikrinsäure oder Altmann'scher Salpetersäurelösung fixirt sind, zeigen mir in den Ektoderm- u. a. Kernen nicht derartige Verhältnisse.

2) Von einer speciellen Analyse und Widerlegung dieser Anschauung erlaube ich mir deshalb hier abzusehen, weil sie der Sache nach in meiner gesammten, obigen und folgenden Darstellung enthalten ist.

3) Vergl. 29. Taf. XV. Fig. 3.

heit oder Ungunst des Objects keine sichere Entscheidung gestattet. So findet man die Kerne rother Blutzellen von Amphibien u. A. an Alkohol-, Chromsäure-, Pikrinsäure- und Osmiumpräparaten gewöhnlich in Form von glatten, glänzenden, homogenen Klumpen, es kann aber kein Zweifel sein, dass dies eine Veränderung ist, denn in lebenden Blutzellen (in Gefässen, wo sie zeitweise ruhen), sehen die Kerne blass genetzt, oder wo kleiner, undeutlich granulirt aus, und diese Structur wird durch Essigsäure oder Essig-Osmiumsäure deutlich fixirt. Es ist merkwürdig, dass in einzelnen Fällen auch die vorher genannten Reagentien, besonders Pikrinsäure, diese Structur einigermaassen erhalten, ohne dass ich bis jetzt den Grund ausfindig machen kann, weshalb einmal diese, einmal jene Wirkung eintritt. — Auch im Knorpel von Amphibien und ihren Larven werden durch Pikrin- und Chromsäure in den Kernen zwar meistens Gerüste dargestellt, manchmal aber auch ein homogener Zustand, und man trifft an Schnitten von so behandelten Larvenknorpeln nicht selten beide Wirkungen bunt durcheinander. Auch hier ist der homogene Zustand sicherlich Artefact, denn *an lebenden oder frischen Knorpeln der gleichen Theile sieht man stets in allen Kernen Gerüste.*

Vitale Formveränderungen der Kerngerüste.

Sehr geringe, allmählich vor sich gehende Veränderungen in der Dicke, Anordnung der Bälkchen, Lagerung der Knoten des Gerüstes kann man bei sorgfältiger längerer Beobachtung lebender Kerne an Amphibienlarven hie und da feststellen, wie ich früher angab (29, S. 314 und 317). Prudden (89) und Schleicher (95) haben an Knorpelkernen gleiche Erfahrungen gemacht. Nach den meinigen sind diese Verschiebungen niemals so lebhaft, dass ich sie mit Bewegungen amoeboider Zellen irgendwie vergleichen möchte und sicheren Grund sähe, den Gerüststrängen eigene Contractilität zuzusprechen; es könnte ganz wohl sein, dass jene Formveränderungen selbst nichts Anderes sind, als ein Ausdruck allmählichen Stoffaustausches und -Umsatzes zwischen den Strängen und dem Kernsaft, der chemischen Verarbeitung aufgenommener Stoffe in den Strängen und der Wiederabgabe von gelösten Theilen aus ihnen, wodurch sich ein langsames, stellenweises Fluctuiren der Gerüstbalken nach Dicke und Form wohl verstehen liesse. Man muss aber zugeben, dass gegen die Annahme einer wirklichen Contractilität des Gerüstwerks kein Beweis vorliegt. Dann ist diese Contractilität aber jedenfalls so gering und die Anordnung im Ganzen so minimalem Wechsel unterworfen, dass kein Grund besteht, deshalb die Ausdrücke Gerüst,

Netz oder Structur aufzugeben, wenn sie auch, was ich SCHLEICHER (a. a. O. S. 14) gern zugebe, mit Bezug auf jene Veränderlichkeit nicht vollkommen exact sind.

Es würde hier der Ort sein, die neuen Forschungen J. GAULE's (45) über die Cytozoen zur Sprache zu bringen. Denn nach GAULE's jetziger Auffassung handelt es sich dabei um Substanztheile des Kerns, welche sowohl unter vitalen als unter abnormen und künstlichen Bedingungen Bewegungen ausführen und dabei den Kern und die Zelle verlassen können. Ich erlaube mir aber diesen für die cellulare Physiologie höchst wichtigen und interessanten Punkt in diesem Buch deshalb noch ausser Besprechung zu lassen, weil von den fortgehenden Arbeiten GAULE's täglich noch weitere Aufschlüsse zu erwarten sind, die vielleicht ganz neue Gesichtspunkte gewähren mögen, und weil ich selbst mich mit dem schwierigen Gegenstand noch nicht hinreichend bekannt machen konnte, um competent zu sein.

Die Bewegungen, welche an den Substanzen des Kerns während seiner Theilung ablaufen, werden im III. Abschnitt besprochen. Es sind Umordnungen dieser Substanzen, auf welche der Name „amoeboide Bewegung" keinesfalls passt. Denn sie verlaufen in gesetzmässig wiederkehrenden, fast mathematischen Formen, während ja das Fehlen solcher Regelmässigkeit gerade ein Charakter dessen ist, was wir amoeboide Bewegung nennen.

Ehe ich mit der Anordnung der Kerngerüste abschliesse, habe ich noch einem Einspruch gegen ihre Existenz gerecht zu werden, der noch in neuester Zeit von Seiten HENLE's (52) erfolgt ist. HENLE zweifelt, ob die zarten, von mir beschriebenen Structuren, die in lebenden Zellkernen sichtbar sind, mit den durch Reagentien dargestellten Gerüsten identisch seien; er argwöhnt ferner, dass jene von mir gesehenen lebenden Structuren vielleicht „Faltungen" oder intra vitam entstehende „fadenförmige Gerinnungen" sein könnten, „welche für die Function dieser Elementartheile offenbar nur von untergeordneter Bedeutung wären". HENLE selbst bekennt sich zu der Ansicht, dass der Inhalt des Kerns, abgesehen von den Kernkörperchen, gleichmässig feinkörnig sei.

Ich bedaure, dass HENLE dies ausgesprochen hat, ohne die Objecte, auf denen ich hauptsächlich fusse, namentlich die lebenden Kerne der Salamanderlarve, selbst genau, mit guten Linsen und gutem Licht geprüft zu haben. Denn dies kann, wie mir scheint, nicht geschehen sein; andernfalls würde ein Mikroskopiker von dem

Scharfblick HENLE's wohl erkannt haben, dass jene Zweifel nicht berechtigt sind. Die Kerne der Bindegewebszellen, Knorpelzellen, die Nervenkerne u. s. w. sind dort so gross und zugleich von so dreidimensionaler Ausdehnung, dass bei Benutzung der Schraube nicht der mindeste Zweifel obwalten kann, ob ein gesehener Strang sich mitten im Kern oder an seiner Oberfläche befindet; daher sind „Faltungen" der Kernoberfläche bei den Gerüststrängen, die ich beschrieben habe, ganz ausgeschlossen. Ebensowenig ist an temporäre, sei es vitale, sei es künstliche, „Gerinnungen" zu denken; ein Jeder kann sich leicht davon überzeugen, dass man die Kerngerüste in diesen Knorpeln, in diesen Bindegewebszellen u. a. überall und immer wieder findet, bei dem einen frisch aufgelegten Thier wie beim anderen. Es scheint hier auf Seiten HENLE's ein Missverständniss vorzuliegen; er sagt: „man gesteht zu, dass die Zeichnung, welche die Aufmerksamkeit erregt, nicht in allen, oft nur in wenigen „besonders günstigen" Fällen sichtbar sei; aber man bedenkt nicht, dass auch die gleichartigen Elemente des lebenden Körpers sich unter wechselnden Bedingungen der Ernährung, der Turgescenz befinden, dass demnach in einzelnen Zellen und Kernen Faltungen oder fadenförmige Gerinnungen entstehen können u. s. w." Bei einer genauen Berücksichtigung des Wortlauts meiner früheren Darstellung, den ich unten citire, hätte dies Missverständniss wohl vermieden werden können, und um so mehr, wenn eine Prüfung des Objectes selbst hinzugekommen wäre. Ich habe nicht von besonders günstigen, sondern von günstig gelegenen Kernen gesprochen; die betreffenden Dinge sind für mittlere Systeme schon so zart, dass allerdings nichts darüber oder darunter liegen darf, wenn man sie damit erkennen will, und nur dies habe ich, wie der Wortlaut zeigt [1]),

---

1) (29, S. 309): „ich muss aber ferner besonders betonen (und das gilt zugleich für die meisten der folgenden Kernarten), dass es nicht gelingen wird, an jeder beliebigen Zelle Alles das am Kern deutlich zu finden, was ich schildere. Im einen Fall gewahrt man mehr, im anderen weniger oder so gut wie nichts; wer sich die Dinge selbst ansehen will, wird mir Recht geben, wenn ich sage: sie sind eben gerade so blass und zart, dass ein wenig Verdunkelung durch darüber oder darunter liegende Dinge (Pigment, andere Zellenkörper, Nervenfasern), oder durch Ausläufer der betrachteten Zelle selbst schon genügt, um sie unerkennbar zu machen. . . . . In den günstig gelegenen flachliegenden Kernen, die ich oben der Beschreibung zu Grunde legte, sind aber die Binnenstränge und Binnenkörper am ganz frisch aufgelegten Object über allen Zweifel deutlich, und man braucht nur einen Blick auf gefärbte Präparate zu werfen, um zu sehen, dass an allen übrigen Kernen die gleichen Verhältnisse vorliegen."

HENLE bezieht sich S. 416 auf SCHLEICHER (94) und STRASBURGER (101), welche Beide dem Bestreben, den Inhalt der Kerne überall auf ein Netzwerk

mit jener Stelle zur Berücksichtigung empfehlen wollen, damit man nicht glauben soll, man müsse beim ersten flüchtigen Blick auf den Schwanz der Salamanderlarve gleich in jedem Kern die Gerüststränge sehen. — Jetzt hat sich übrigens mit den Beobachtungsmitteln auch die Leichtigkeit des Erkennens verstärkt; mit den Oelimmersionen sehe und demonstrire ich die Gerüste in den Bindegewebs- und Nervenkernen des Larvenschwanzes überall, ausgenommen natürlich an solchen Kernen, die durch Pigmentzellen oder andere Dinge ganz verdunkelt liegen und die sich Niemand für solche Beobachtung wählen wird.

Die im Schwinden begriffenen Kerne der Linsenfasern, die Henle a. a. O. näher beschreibt und (S. 414) mit meinen Angaben über die vitalen Kernstructuren in Beziehung bringt, haben mit den letzteren keine Vergleichspunkte. Es sind absterbende oder abgestorbene, vacuolisirte Kerne; wenigstens möchte ich das, was Henle in ihnen als Körner bezeichnet, für Vacuolen halten, was auch mit dem negativen Färbungsvermögen derselben stimmen kann. Man trifft Kerne in ähnlichen Untergangszuständen auch vielfach in Epithelien von lebenden Amphibienlarven an; ihre groben und starren Fachwerke unterscheiden sich am frischen, wie am fixirten Präparat sehr deutlich von den zarten Structuren der lebenden Kerne, und ich habe mich von vornherein gehütet, solche Leichen mit den letzteren zu verwechseln.[1])

Es ist mir angesichts jener Zweifel Henle's von besonderem Werth, dass Retzius, welcher früher die Ergebnisse der Essigsäure, Chromsäure und anderer in Zellkernen als Artefacte betrachtet hat, sie jetzt nach eigener genauer Prüfung als natürlich präformirte Kerngerüste anerkennt (90, S. 137). Es erübrigt mir dabei nur, mit Bezug auf eine Aeusserung von Retzius a. a. O.[2]) daran zu erinnern, dass meine Arbeiten (28 a, 29) gerade dahin tendirt haben, die vitale Existenz von Gerüsten, ganz abgesehen von der Theilung, auch im ruhenden Kern gerade am sicher lebendigen Object zu erweisen,

---

zurückzuführen, entgegengetreten seien. Ich bemerke dazu, dass Schleicher (**95**) seitdem, und zwar etwa zwei Jahre vor Henle's Publication, die Existenz der Innenstructuren im Kern anerkannt hat (vergl. auch **30**, S. 153—154), und dass Strasburger's Zweifel sich auf sehr ungünstiges Beobachtungsmaterial und ungünstige Beobachtungsbedingungen bezogen haben. Wenn man jeden Zellkern, in dem man gerade keine Gerüste sehen kann, als Beweis gegen deren Existenz nehmen wollte, so würde man leichtes Spiel, aber auch unsichere Schlüsse haben.

1) Vergl. **29**, S. 325—326, Anm. daselbst.

2) s. **137**: „Durch die Arbeiten . . . . steht es wohl nunmehr fest, dass solche Fadengerüste in der That vorhanden sind, obwohl wir sie bis jetzt im Leben nur bei der sich theilenden Zelle wahrnehmen können."



und dass ich darin an der Larve und Harnblase von Salamandra vollständig positiven Erfolg gehabt habe.

Zum Schluss aber darf noch einmal auf das hingedeutet sein, was im Anfang dieses Passus (S. 106) von der oftmals verändernden Wirkung der Reagentien gesagt worden ist. Ich bitte alle künftigen Beurtheiler und Bearbeiter dieser Gegenstände, mir nicht die Naivität zuzuschreiben, als ob ich alle Gerüste und Stränge, die an irgend einem alten Reagentienpräparat in Zellkernen zu sehen sind, als Bilder des ungefälschten Naturzustandes nehme. Lange Erfahrung hat mich überzeugt, dass oft auch die bestwirkenden Reagentien sich bei längerer Wirkung bald der Schrumpfung, bald der Zerfällung feinerer Formtheile schuldig machen; meine Schlüsse auf die vitale Existenz solcher Theile haben, neben dem lebendigen Präparat selbst, stets wesentlich das Princip zur Grundlage gehabt, die unmittelbare Wirkung der Reagentien auf den lebenden Kern festzustellen.

B. Bestandtheile und Beschaffenheit der Gerüste.

Das Gerüst verdankt sein Lichtbrechungsvermögen, die Art seiner Reactionen und insbesondere seine bedeutende Färbbarkeit einer Substanz, die ich mit Rücksicht auf die letztere vorläufig Chromatin genannt habe. Es ist möglich, dass diese Substanz geradezu identisch ist mit Nucleinkörpern; jedenfalls geht aus den Versuchen von ZACHARIAS (107) hervor, dass sie die Trägerin derselben ist, und wenn nicht aus Nuclein selbst, doch aus den Verbindungen besteht, aus denen dasselbe abgespalten wird. Ich behalte den Namen Chromatin so lange bei, bis der Entscheid hierüber durch die Chemie gegeben wird, und bezeichne mit ihm ganz empirisch, „die Substanz im Zellkern, die bei Kerntinctionen die Farbe aufnimmt.“[1])

Hiermit stelle ich keineswegs auf, dass das Chromatin identisch sein soll mit dem Gerüst des Kerns und der Nucleolen. So ist die Sache kürzlich von SCHMITZ aufgefasst worden (96 a), der demnach von „Chromatinkörpern“ im Kern in dem morphologischen Sinne spricht, dass damit Netzwerk und Kernkörperchen selbst gemeint sind. Ich erkenne an, dass möglicherweise die ganze Substanz des Netzwerks „Chromatin“ sein kann. Es ist aber ganz ebenso möglich, dass dies nur als grösster Massenantheil in dem Netzwerk und den Nucleolen enthalten ist und dass ein Rest,

1) Vergl. 80. Es ist hierbei selbstverständlich auch die tingirbare Substanz einbegriffen, welche die Nucleolen enthalten. S. unten.

ein Substrat darin übrig bleibt, das eben nicht Chromatin ist.[1]) So lange dies denkbar und auch nach den Verhältnissen der Karyokinese annehmbar ist[2]), bleibt mir Chromatin mehr ein chemischer als ein morphologischer Begriff.[3])

Im Anfange meiner Arbeiten am Zellkern habe ich aufgestellt, dass die färbbare Substanz, die ich jetzt Chromatin nenne, zwar besonders in dem Netzwerk und den Nucleolen angehäuft, aber auch in geringerem Maasse diffus in der Zwischensubstanz, dem Kernsaft, vertheilt sei. Ich sah schon damals im Kernsaft an Reagentienpräparaten eine diffuse, anscheinende Granulirung, die an Tinctionspräparaten hauptsächlich, wenn nicht ganz, die Trägerin der gleichmässigen Farbe ist, welche die Substanz des Kerns noch ausser dem Netzwerk zeigt. Ich glaubte aber damals, dass sich diese scheinbaren Granulirungen auf Gerinnungen im Kernsaft zurückführen liessen. In einer späteren Arbeit, mit besseren optischen Mitteln, fand ich jedoch (31, S. 52), dass die Granulirung nur scheinbar ist und sich auflösen lässt in die optischen Durchschnittsbilder einer verfeinerten Fortsetzung des Netzwerks (vergl. Fig. 81, 82, Taf. V, Taf. II b, Fig. 29 a; bei schwächeren Systemen und ohne Abbe'sche Beleuchtung erscheinen die feineren der dort gezeichneten Netzbälkchen in der That wie Körnchen). Allerdings habe ich es offen gelassen und muss dies auch jetzt noch thun, dass diese feineren Netzbälkchen Gerinnungen sein könnten, denn man sieht sie nur an Reagentienobjecten; am blassen lebenden Object würde dies unmöglich sein, auch wenn sie da sind. Ihre Auffassung als natürliche Structur ist aber mindestens ebenso berechtigt, da man die gröberen Netzstränge auch im Leben erkennt.

Pfitzner (85) ist bereits vor meinen eben erwähnten Befunden[4]) zu der Annahme gelangt, dass das Chromatin lediglich im Netzwerk und den Nucleolen localisirt, der Kernsaft aber davon frei, achro-

---

1) Dies ist kürzlich von Pfitzner (85) mit Grund als wahrscheinlich bezeichnet worden (a. a. O. S. 297).

2) Die achromatische Spindelfigur der Kerntheilung ist möglicherweise aus dem Gerüst abzuleiten. Dann würde dieses also neben der färbbaren noch unfärbbare Substanz enthalten (s. unten, Abschnitt III).

3) In dem eben erscheinenden Werke von J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, ist vorgeschlagen, die Substanz des Kerns einfach in Nuclein und Kernplasma einzutheilen. Wenn auch hierin der richtige Gesichtspunkt enthalten ist, dass das Nuclein seinen Hauptsitz, vielleicht seinen alleinigen Sitz in den geformten Innentheilen des Kerns hat, so gebe ich doch zu bedenken, dass wir nicht berechtigt sind, diese geformten Innentheile als ganz aus dem chemischen Körper „Nuclein“ bestehend anzusehen; von den Gründen, die hiergegen sprechen, wird bei der Zelltheilung noch zu reden sein.

4) Diese waren jedoch unabhängig von Pfitzner's Arbeiten gewonnen.

matisch sei. Zu derselben Ansicht hat sich vor Kurzem RETZIUS (90) bekannt und sie näher gestützt. Er findet an Safranintinctionen der flachen Kerne des Hautepithels von Triton die Zwischensubstanz farblos, nur die Netzbälkchen gefärbt; und zwar mit der besten Linse, die auch hier in Verwendung kam, ZEISS 1/18.

Obwohl ich es aber an solchen scharf ausgezogenen Safraninpräparaten ebenso gefunden habe, so scheint mir doch, dass die Behauptung, der Kernsaft enthielte kein Chromatin, nicht sicher durchführbar sein würde. Denn an Hämatoxylin-, Pikrocarmin- und Alauncarminpräparaten sehe ich vielfach in Kernen der verschiedensten Gewebe neben den schärfer gefärbten Gerüsten und Nucleolen einen deutlichen farbigen Grundton des Kernsaftes auch bei so flachen Kernen, dass nicht sicher anzunehmen ist, es wäre hier nur farbiges Licht im Spiel, das von unter- oder überliegenden gefärbten Netzbälkchen herrührt.

Ich bemerke ausdrücklich, dass dies nicht für jede Färbung mit den erwähnten Tinctionsmitteln gilt.[1]) Es kommt auf die Art der Tinctur und auf die Vorbehandlung des Objects an. Bei manchen Kernarten gelingt es mir überhaupt niemals, eine diffuse Mitfärbung des Kernsaftes zu erzielen, so z. B. bei den Kernen der Ganglienzellen (Fig. 25, Taf. IIb), wo er bei tagelanger Tinction in dünnen Hämatoxylinlösungen stets farblos bleibt, während die Netze dunkelblauschwarz werden. Aber mit ganz denselben Lösungen und gleicher Behandlung kann man in Epithelkernen und anderen diffuse Mitfärbung des Kernsaftes zu Wege bringen.

Man muss danach wohl ganz objectiv sagen, dass es eine Substanz im Kernsaft geben kann, diffus darin vertheilt, die sich färben lässt, wenn auch nicht in starkem Grade und nicht bei allen Tinctionen. Ist nun aber diese Substanz gleichartig mit Chromatin, oder ist sie doch eine aufgequollene Modification derselben?

Der Hauptgrund, weswegen sich ein ganz sicheres Urtheil in dieser Frage noch nicht fällen lässt, ist der, das wir für „Chromatin“, wie es der Name ja sagt, noch keine andere Reaction haben, als die ganz grob-empirische der „Kernfärbung“.

Das eine Kernfärbemittel, z. B. das Safraninverfahren[2]), macht bei vollständig erreichter Farblosigkeit der Zellsubstanz auch den Kernsaft ganz blass, so wenigstens bei vielen Kernarten.

---

1) An den Hodenepithelkernen mit scharf-gitterförmigen Gerüsten, die im III. Abschnitt (Text) abgebildet sind, ist z. B. an Alauncarminpräparaten nur das Gitter, nicht der Kernsaft gefärbt.

2) Ueberfärbung mit Safranin, nachfolgende Ausziehung mit Alkohol, bis nur noch in den Kernen Farbe ist (vergl. 85).

Das andere, z. B. Hämatoxylin, bringt vielfach bei scharfer Tinction der Netzwerke auch eine, wenn schon blassere, Färbung in dem Kernsaft hervor. Freilich färbt es aber auch oft die Zellsubstanz etwas mit.

Hier kann man nun einerseits sagen: das Hämatoxylin ist kein reines Kernfärbemittel, es färbt ja auch Zellsubstanz; wenn es deshalb den Kernsaft mit tingirt, braucht dieser darum noch kein Chromatin zu enthalten.

Andererseits kann man mit ebenso gutem Recht sagen: das Safraninverfahren ist keine reine Reaction, der Farbstoff muss erst wieder durch Alkohol ausgezogen werden, dabei kann aber vielleicht Farbe aus Substanzen entfernt werden, welche in der That chromatinhaltig sind. Denn wenn wir noch länger ausziehen, so entweicht ja die Farbe auch aus dem Netzwerk und den Nucleolen.

Da mir scheint, dass man in der generellen Beurtheilung dieser Dinge zunächst nicht vorsichtig genug sein kann, möchte ich also bis auf weitere Versuche, die ich anstellen werde, die Frage offen lassen, ob eine strenge Localisation des Chromatins, d. i. der nucleinhaltigen Substanz, in den geformten Theilen des Kerns allgemein besteht, oder nicht. Für seine Hauptmasse muss diese Localisation jedenfalls gelten, was ich ja auch von Anfang an ververtreten habe. —

Die Frage nach besonderen Bauverhältnissen des Gerüstes in sich selbst ist durch neueste Beobachtungen von PFITZNER und BALBIANI angeregt worden (85, 5). PFITZNER hat bei den Kerntheilungsfiguren von Salamandra den Aufbau der Kernfäden aus Körnern aufs Neue entdeckt und genau beschrieben, der von BALBIANI 1876 zuerst bei den Kerntheilungen von Sthenobothrus pratorum gesehen war (6).[1]) Einen ähnlichen Körnerbau des ruhenden Kerngerüstes beschreibt zwar PFITZNER in jenem Aufsatz nicht direct, nimmt ihn aber offenbar an, was sowohl aus seinen weiteren hypothetischen Schlüssen über die Kerntheilung, als auch aus seinen Worten S. 208 hervorgeht: „der Bau aus „Chromatinkugeln" sei bei dem feinen Gerüstwerk des ruhenden Kerns nur sehr selten und unter besonders günstigen Umständen wahrzunehmen." BALBIANI dagegen sagt ausdrücklich (a. a. O. S. 1), dass er solchen Bau der Gerüstfäden in einer grossen Zahl von Kernen sowohl in der Ruhe,

---

1) Cit. in Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVI. S. 401. BALBIANI nannte hier die betreffenden Körner corpuscules bacillaires. Die Beobachtungen PFITZNER's kommen im III. Abschnitt zur Sprache.



wie in der Karyokinese gefunden habe, und zwar einfach dadurch, dass er auf die frischen Zellen Essigsäure oder Chromsäure wirken liess und sofort die Wirkung beobachtete; hierbei sehe man die Netzfäden aus Kügelchen zusammengesetzt, bei längerer Einwirkung der Reagentien vermischten sich aber diese Kügelchen mehr oder weniger und die Fäden würden bald varicös, bald homogen.

Ich habe den letzteren Versuch an verschiedenen Kernarten von Amphibien und Säugethieren wiederholt und stimme Balbiani darin bei, dass im Anfang eine matte Granulirung der Fäden deutlicher erscheint und sich nach und nach verwischt. Scharf abgegrenzte Körner kann ich allerdings auch mit Zeiss $^1/_{18}$ nicht unterscheiden, und namentlich im Kern des Kanincheneies, den Balbiani besonders als Beispiel aufführt, sehe ich bei Essigsäurewirkung auf das frische Ei nicht so regelmässig runde einreihige Körner, wie sie seine Fig. 1 zeigt. Doch hat diese wohl auch für den Holzschnitt schematisirt werden müssen.

Dass aber überhaupt ein Querbau der Fäden im Kern vorkommen kann, zeigen aufs Klarste die quergeschichteten Fäden in den Kernen der Speicheldrüsen von Chironomus (Balbiani a. a. O. Fig. 2 ff., Fig. 14, Taf. I hier). Wenn ich auch hier bei den Behandlungen, die im Vorigen erwähnt sind, eine vollständige Regelmässigkeit und gleiche Breite der Querscheiben vermisse, so ist es doch unbestreitbar, dass hier eine vital gegebene Structur der Kernfäden vorliegt, deren Wesen eine Zusammensetzung aus different beschaffenen Längenabschnitten ist. Und danach wird der Analogieschluss nahe liegen, dass jene Granulirungen der Fäden in anderen Kernen, wenn sie auch verwaschener und vielfach nicht demonstrirbar sind, auf dasselbe Princip des Baues hinauskommen.

Ich schliesse hier die Mittheilung über Beobachtungen an Eikernen an, die ich schon seit 1878 gewonnen habe, aber bisher unveröffentlicht liess, weil ich nicht sicher war und bin, ob man etwas davon und wie viel für Artefact halten soll, oder nicht.

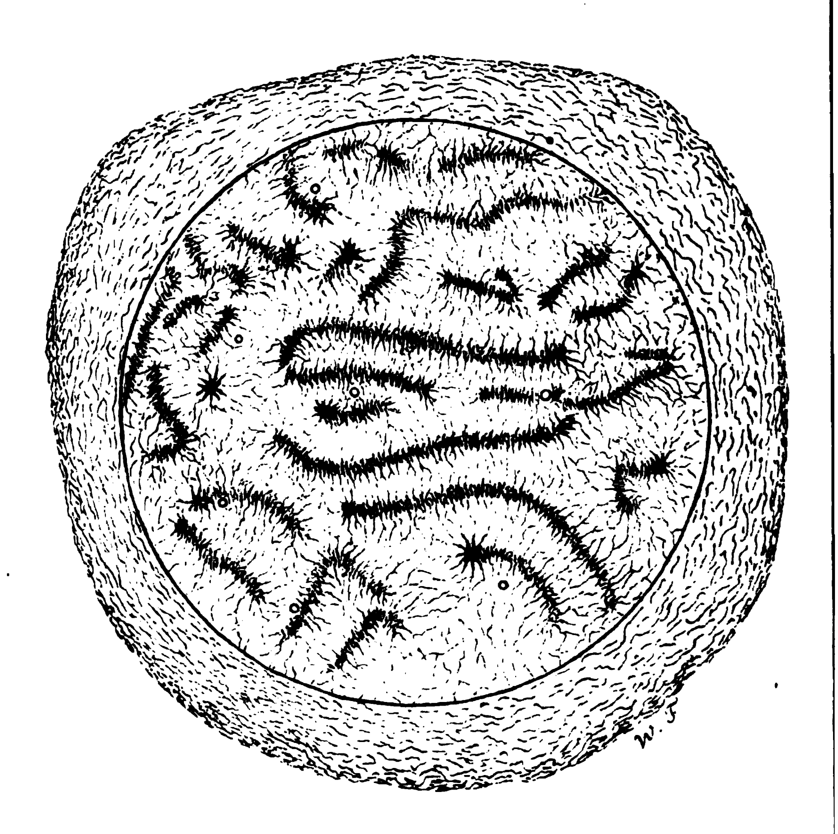
Bei längeren Arbeiten über die Entwickelung des Ovarialeies von Amphibien und Fischen, die ich im Verein mit Herrn Cand. med. Wiebe ausführte, fand ich zunächst im Kern des unreifen Ovarialeies von Siredon[1]), an Chromsäure- und Pikrinsäureschnitten mit Hämatoxylin,. Pikrocarmin- oder Anilinfärbung, sehr merkwürdige und zierliche Anordnungen (Fig. G). Bei schwächeren Vergrösserungen

1) Die betreffenden Verhältnisse fanden sich übereinstimmend bei 5 weiblichen Axolotl's von 1—2 Fingerlänge. Die Ovarien sind in diesem Zustand noch sehr klein. Bei 3 Thieren wurde Chromsäure nebst den anderen genannten Reagentien zur Controle zur Härtung angewandt.



glaubt man ein gefärbtes Strangwerk im Kern zu sehen mit verwaschenen Grenzen der Stränge, ziemlich aber nicht ganz regelmässig im Kernraum angeordnet, alle Stränge von etwa gleicher Dicke.

Fig. G.



Junges Eierstocksei von Siredon pisciformis. Durchschnitt des Ovariums. Der Kern füllt eben den Schnitt aus. Chromsäure 1/4 p. c., 14 Tage, Waschung, Alkohol, Schnitt, Hämatoxylin. Alle Eikerne in den Präparaten, von drei verschiedenen Thieren verschiedener Jahre, bieten bei gleicher Behandlung das gleiche Bild; bei Pikrinsäure- und Alkoholbehandlung ziemlich ebenso, aber die Stränge etwas weniger regelmässig gestrichelt und mehr geknickt; bei Osmiumsäurefixirung das Gleiche wie in der Figur, aber nur sehr blass und zart. Zeiss 1/18, schwaches Ocular. — Quergestrichelte Gerüststränge im Kern. Dieser ist gross, kugelrund, von deutlicher Membran begrenzt, die mitgefärbt ist. Nucleolen klein (in älteren Eiern grösser), rund, zum Theil in dickeren Strängen gelegen, zum Theil nicht so. Die Nucleolen sind, trotz tagelanger Tinction, viel blasser und in mehr gelbem Ton gefärbt als die Fädenstränge. Sie sind hier im Zinkdruck nur als Kreischen angedeutet.

Schon mit mittelstarken Linsen (Hartnack 5—7) sieht man deutlich eine irreguläre Querzeichnung dieser Stränge; mit starken

Systemen, dass von diesen Querportionen feinere Fäden mit blasserer Tinction aus den Strängen herausziehen, verästelt den Raum zwischen diesen durchsetzen und mit anderen Strängen zusammenhängen. Hat man, wie es in den grossen runden Kernen vielfach zu finden ist, einen der Stränge im optischen Querschnitt vor sich, so giebt jene Ausstrahlung das Bild eines Sterns mit dunkler Mitte, blassen Strahlen (s. an mehreren Stellen in dem gezeichneten Kern). Von solchen optischen Querschnitten total verschieden sind die wahren Nucleolen, die schon in den Kernen dieser jungen Eier, immer in grösserer Zahl, vorkommen und jetzt noch kleine, kugelige Körper sind, theils in gröberen Netzsträngen, theils in dem feinen Faserwerk dazwischen suspendirt, oft anscheinend freiliegend. Sie bleiben an diesem Object bei Hämatoxylinfärbung blasser als die Gerüststränge.[1])

An Alkoholpräparaten gleicher Ovarien fand ich das Gleiche, aber viel weniger regelmässig dargestellt. An Osmiumpräparaten sieht man die Strangzüge im Kern äusserst blass und ihre Querstrichelung nur eben angedeutet und bei bestem Licht; gute Färbung von Osmiumschnitten dieser Ovarien gelang mir leider bisher mit keinem Mittel.[2])

In den Ovarien von jungen Salamandern und ebenso bei alten mit entwickelten Eierstöcken, mit deren Präparaten mich Herr Wiebe unterstützt hat, finden sich in jungen Eiern von entsprechender Grösse bei gleicher Behandlung ähnliche Verhältnisse des Kerns, nur ist die Zeichnung weniger zierlich und regelmässig. Im jungen Froschei nähert sie sich an Chromsäurepräparaten ziemlich den Bildern von Siredon (vgl. Fig. 78, Taf. V), doch ist die Querstrichelung der Stränge weniger deutlich, sie erscheinen mehr gekörnt; freilich sind auch die Grössenverhältnisse geringer und dadurch würde die Structur, wenn sie hier ebenso existirt, schon undeutlicher sein.

An jungen Ovarieneiern verschiedener Fische im ganz frischen Zustand, wie nach Behandlung mit Reagentien, habe ich Strangwerke im Kern von ähnlicher Anordnung wie bei den Amphibieneiern viel-

---

1) Die Hämatoxylinfärbung war mit verdünntem Böhmer'schen Häm. 1 Tag lang gemacht und als Kernfärbung durchaus scharf, wie die Wirkung auf das angrenzende Bindegewebe zeigte (vergl. die Ovarienabbildungen von Siredon mit Kerntheilungen im Text des III. Abschnittes von denselben Präparaten).

2) Osmiumpräparate geben bekanntlich mit Hämatoxylin gute Kernfärbung, wenn man ohne vorherige Nachhärtung in Alkohol tingirt. Diese ist aber bei diesen weichen Ovarien für das Schneiden unumgänglich nöthig, wenn man dünne Schnitte haben will.



fach deutlich beobachtet, in Bezug auf Querstrichelung dieser Stränge hier noch keine Sicherheit gewonnen.

Nach den vielen anderweitigen Erfahrungen über Zellkernbau, die hier und anderswo besprochen sind, wird man es naheliegend nennen müssen, dass jene Bilder der Amphibieneikerne dem Naturzustand entsprechen und ein Kerngerüst repräsentiren mit besonders gleichmässiger Anordnung: mit dickeren Balken, die wieder aus quergelagerten Strängen oder Portionen bestehen, und einem feineren Bälkchenwerk, das von diesen ausstrahlt.

Ich wage aber nicht dies positiv zu behaupten. Es könnten vielleicht doch Kunstproducte dabei vorliegen. Man kann diesen Verdacht hegen, weil die schon grösseren Eier durch die Reagentien, welche die betreffenden Bilder der Kerne zeigen, meistens in ihrer Zellsubstanz in einer Weise beeinflusst werden, die vielleicht arteficiell ist. Es erscheint dabei ein heller, oft recht grosser Raum um den Kern, der möglicher Weise auf einer schrumpfenden Zurückziehung des Eikörpers nach der Peripherie beruhen kann. Bei Alkoholwirkung tritt dies oft besonders stark auf. Das ganz frisch untersuchte mittelreife Ei in toto ist zu dick und zu wenig zu durchblicken, um erkennen zu lassen, ob diese Räume schon in natura präformirt sind.

Ich bemerke aber ausdrücklich, dass diese Erscheinung bei den jüngeren Eiern nicht auftritt (vgl. Fig. G, Chromsäure, keine Spur von dem besprochenen hellen Raum um den Kern), während die eigenthümliche Anordnung im Kern hier gerade so vorliegt, wie an den älteren Eiern.

Sollten die eben beschriebenen Kernstructuren dieser Eier wirklich arteficiell sein, so wäre es doch schwer, sich vorzustellen, dass sie so und immer wieder so, auch bei der Einwirkung verschiedener Reagentien, zum Ausdruck kommen sollten, ohne dass eine Präformation irgend welcher Art zu Grunde läge. Deshalb habe ich diese Bilder, obwohl sie noch nicht ganz spruchreif sind, hier schon erwähnen wollen, um ein weiteres Beispiel für das Vorkommen einer innerlichen Differencirung des Kerngerüstes zu geben.

Denn wenn diese Dinge wirklich Kunstproducte wären und man annehmen sollte, dass sie entständen durch eine vorgängige Lösung der Substanz im Kern und eine dieser folgende Auskrystallisation oder Gerinnung, so wäre es doch sehr merkwürdig, dass die letztere immer bei Anwendung des gleichen Reagens in Form ziemlich gleichmässig vertheilter Stränge erfolgte, von denen die feineren Bälkchen ausstrahlen; man sollte dann doch erwarten, dass auch einmal eine durch den ganzen Kern gleichverbreitete, lediglich feinbalkige Gerinnung erscheinen müsste. Da das nicht der Fall

ist, so halte ich die groben Stränge jedenfalls für irgendwie präformirt, und es scheint mir durchaus möglich, dass dasselbe auch für die feineren zutrifft.

Ich lasse es aber offen, ob die groben Stränge in dem Zustand, wie sie meine Präparate zeigen, nicht schon eine Veränderung in sich erlitten haben. Man könnte daran denken, dass die Stränge vielleicht in natura die gleiche Querscheibenstructur gehabt haben mögen, wie die Stränge in den Speicheldrüsenkernen von Chironomus (s. oben), und dass das Bild, welches meine Fig. G zeigt, nur eine Veränderung, ein Zerrbild von dieser Structur sei. Behaupten lässt sich das aber keineswegs; es bleibt ebenso möglich, dass es sehr verschiedene Qualitäten von innerem Bau der Kerngerüste giebt, und dass die meroblastischen Eier einen besonderen Fall davon repräsentiren.

Weiteres über diesen Gegenstand, was auch die Eier der Fische u. a. m. zu betreffen hat, denke ich an anderem Orte mitzutheilen. Ich möchte hier nur noch erwähnen, dass man bei Ovarialeiern der Amphibien sowohl, als anderer Wirbelthiere, bei gewisser Behandlung auch sehr von den beschriebenen abweichende Bilder der Kerne erhalten kann, bei denen es sich theils um Veränderungen durch Reagentien, theils auch um verschiedene Reifestadien der Eier, sowie darum handelt, dass diese verschiedenen Stadien nicht in gleicher Weise von den Reagentien beeinflusst werden. Bilder, wie ich sie hier im Sinn habe, hat kürzlich T. IWAKAWA (60, Fig. 22, 28, 29) von Eierstockseiern des Triton pyrrhogaster sehr treu dargestellt; ich habe solche von Alkohol-Pikrocarminpräparaten an mittelreifen Eiern verschiedener Thiere oft gehabt. Der Kern ist in einem weiten hellen Raum gelegen, als sei er geschrumpft, seine Masse homogen oder feinkörnig geronnen, darin nur die zahlreichen, oft verzerrten Nucleolen sichtbar. IWAKAWA, der sich übrigens eines näheren Urtheils über diese Bilder mit Vorsicht enthält, giebt an, dass bei Behandlung mit Pikrin-Schwefelsäure statt dessen Netzwerke in den Kernen zu sehen seien, und zeichnet solche in Fig. 19 und 27. Vielleicht würde ein stärkeres System, oder doch Chromsäurebehandlung, hier ähnliche Configurationen des Netzwerks gezeigt haben, wie in meiner Fig. G; meine Erfahrung erstreckt sich zwar nicht auf Triton, aber man kann nicht annehmen, dass er in diesem Punkt erheblich von Siredon und Salamandra abweichen sollte. —

II. Nucleolen.

A. *Charakter. Besonderheit gegenüber der sonstigen Kernstructur.*

Was ich wahre Nucleolen oder Kernkörperchen nenne, sind Dinge von folgenden Eigenschaften:

Substanzportionen im Kern von besonderer Beschaffenheit gegenüber dem Gerüst und dem Kernsaft, fast immer von stärkerem Lichtbrechungsvermögen als beide, mit glatter Fläche in ihrem Umfang abgesetzt, stets von abgerundeter Oberflächenform, meist in den Gerüstbalken suspendirt, in manchen Fällen ausserhalb derselben gelagert.

Diese allgemeinsten Charaktere, die alsbald näher erläutert werden sollen, habe ich vorangestellt, um zunächst den Anschauungen gegenüberzutreten, welche noch immer derartige Nucleolen als typische, besondere Bestandtheile der Kerne nicht anerkennen, sondern dieselben mit Verdickungen des Kerngerüstes, den oben als Netzknoten besprochenen Dingen, gleichwerthig setzen wollen.

Am weitesten ist in dieser Beziehung E. Klein (61 ff.) gegangen, welcher gar keine Grenze zwischen Nucleolen, Netzknoten und verdichteten Portionen des Gerüstes anerkennen wollte; dies hat mehrfachen Anklang gefunden. Vorsichtiger äussert sich Schmitz (96 a, S. 18), der zwar Gerüst und Nucleolen als Chromatinkörper zusammenfasst, aber doch nicht verkennt, dass beiderlei Dinge sich gegen Färbemittel verschieden verhalten. Retzius (90) hat in neuester Zeit eine Ansicht ausgesprochen, die derjenigen Klein's sehr nahestehend erscheinen kann: „die Nucleolen hängen stets durch Fortsätze direct mit dem Balkengerüste zusammen und sind eigentlich nur als Ansammlungen der Substanz desselben zu betrachten" (S. 142 a. a. O.). — Diese Anschauung Retzius' ist auf die Verhältnisse junger Tochterkerne begründet, welche sich nach der Theilung zum gewöhnlichen Zustand zurückbilden. In Bezug auf solche Kerne erkenne ich die Richtigkeit seiner Beschreibung vollkommen an. Ich habe diese Endformen der Rückbildung der Tochterkerne früher bei Salamandra studirt und kurz beschrieben (29, S. 391, 30, S. 216—217); Retzius hat ihnen bei Triton ein sehr genaues Studium zugewendet und mit vollem Recht beschrieben, dass in solchen Kernen gröbere eckige Knoten in vollem Zusammenhang mit dem Gerüst zu sehen sind. Diese Knoten kann ich aber nicht als Nucleolen ansehen, sondern — wie schon früher, S. 391 — als die Stellen, wo solche sich wahrscheinlich bilden werden.[1]) Diese jungen Tochterkerne von Urodelen

1) An solchen Stellen, wo reichliche Zelltheilungen vorliegen, wird man natürlich auch zahlreiche solche junge Tochterkernpaare noch ohne fertige Nu-

haben eben noch keine Kernkörperchen wieder erhalten, was an anderen Objecten, z. B. bei vielen Pflanzen-Tochterkernen, schon viel früher erfolgt (STRASBURGER). — Zu dem, was ich einen Nucleolus nenne, gehört als wesentlicher Charakter gerade das, was bei diesen Knoten in den Tochterkernen fehlt: die Abgrenzung in dem Gerüstwerk, die rundliche Form, die Fortsatzlosigkeit.

Unter Abgrenzung verstehe ich hier natürlich nicht die Existenz einer besonderen membranösen Hülle, welche allen Nucleolen, so viel wir wissen, fehlt, sondern den Ausdruck einer optischen, chromatischen und sonstigen reactiven Differenz des Nucleolus gegen die Gerüstsubstanz, die sich eben unter dem Bild einer deutlichen Abmarkung ausspricht.

Es ist mir überraschend gewesen, dass diese Besonderheit der Nucleolen, die bei so vielen Untersuchungsweisen in die Augen springt, die von der Entdeckung der Kernkörperchen durch SCHLEIDEN an so allgemein bekannt und gelehrt war, in neuester Zeit und von so guten Untersuchern wieder in Zweifel gezogen werden konnte. Die Arbeiten, mit denen die neueren Kenntnisse über den Zellkern sich einleiteten,[1]) haben an dieser Besonderheit der Kernkörperchen nicht gerüttelt. Bei meinem darauf folgenden, näheren Studien über den Kern (28 a, 29) und meiner ersten Bekanntschaft mit den Verdickungsknoten der Kerngerüste ist mir freilich die Verwechselungsmöglichkeit der letzteren mit wahren Kernkörperchen nicht entgangen, ich habe aber auch sofort gegen eine solche Verwechselung Protest eingelegt. Schon zu jener Zeit waren Anschauungen geäussert[2]), nach welchen

cleolen finden. Man wird aber daneben auch stets Kerne finden, die solche schon haben; an Stellen, wo es keine Theilungen giebt, findet man nur Kerne letzterer Art. Diese zeigen in dem Netzwerk, und zwar meistens (nicht immer) in seinen gröberen Knoten oder Strängen Körper von runder oder unregelmässiger, aber doch immer abgerundeter Umfangsform, die gegen die angrenzende Substanz der Netzbalken oder -Knoten sich abmarken; allerdings sind sie bei scharfen Safraninfärbungen nicht immer deutlich in den Knoten zu erkennen, wohl aber bei anderen Behandlungen (s. o. im Text weiter). RETZIUS selbst hat auch solche wahre („sphärische") Nucleolen in vielen Kernen offenbar vollkommen richtig beobachtet, wie aus seiner Fig. 8 und S. 139 a. a. O. erhellt. Ich verstehe deshalb nicht, dass er den oben citirten Satz in solcher Allgemeinheit ausgesprochen hat.

1) FROMMANN (38, 39), EIMER (24a, 22), AUERBACH (3, 4), FLEMMING (28), HERTWIG (53). HEITZMANN (47) macht allerdings eine Ausnahme.

2) SCHWALBE (98) unterschied kurz vor jener meiner Arbeit im Kern nur Kernkörperchensubstanz und Kernsaft; R. HERTWIG (56), im Wesentlichen in gleichem Sinne, Kernsubstanz und Kernsaft, wobei unter ersterem Namen die geformten Theile des Kerns, insbesondere die Nucleolen verstanden waren. Doch waren zur Zeit von HERTWIG's Arbeit die Gerüste erst an einzelnen Kernarten bekannt.

alle geformte Substanz im Kern als eine und dieselbe aufgefasst und damit der substantielle Unterschied zwischen Nucleolen und Gerüst verwischt wurde. Hiergegen habe ich mich schon am genannten Orte und alsbald noch specieller ausgesprochen.[1]) Da die gegentheilige Ansicht hiermit doch nicht beseitigt worden ist, so habe ich sie hier nochmals zu bekämpfen.

Es ist wahr, dass man an lebenden Geweben mancher Arten die Nucleolen in den Kernen nicht, oder doch nicht in jedem Kern deutlich abgegrenzt unterscheiden kann, obwohl dies z. B. an Bindegewebs-, Muskel- und Nervenkernen der Salamanderlarve sehr vielfach gelingt, wo die Lage nicht zu verdeckt ist. Es ist ferner wahr, dass sie bei sehr intensiven Kerntinctionen mit Safranin oder ähnlichen Mitteln, auch Hämatoxylin, zuweilen ebenfalls in dem Gerüst unkenntlich bleiben. Aber das sind für diesen Gegenstand auch gerade besonders ungünstige Bedingungen.

Man lasse auf das frische Präparat, das in irgend welchen Kernen keine Nucleolen zeigen will, Kochsalzlösung oder noch besser Wasser einwirken, und man wird sie sehen; bei Wasserwirkung erblasst das Gerüst und bleiben die Nucleolen, wie es in Fig. E2 (Text) (hier allerdings noch in einem besonderen Fall) gezeigt ist. Oder ich empfehle ein lebend abgeschnittenes Kiemenblatt der Salamanderlarve, im Wasser untersucht; alsbald nach dem Abschneiden sieht man von den Epithelkernen und ihren Nucleolen und Structuren gar nichts, in den Bindesubstanzkernen blasse Gerüststränge, in denen aber nur hie und da ein schwach abgegrenzter Nucleolus eben erkennbar ist. Man warte aber eine viertel bis halbe Stunde die Wasserwirkung ab und man wird in jedem Kern der Bindesubstanz deutliche, rundliche, kleine Nucleolen finden und wird diejenigen der Epithelkerne sehen, auch wenn die Contouren der letzteren Kerne selbst noch kaum erkennbar sind.

Man färbe einen Schnitt von einem Osmiumpräparat nach guter Auswaschung einen Tag lang mit stark verdünnter Hämatoxylinlösung, und man wird die wahren Nucleolen dunkelviolett bis fast schwarz finden, während die Gerüststränge im Kern einen matter graublauen Ton haben. Besonders ins Auge springend ist dies an Ganglienzellen.

Man ziehe ein sehr scharf gefärbtes Safraninpräparat, in dessen Kerngerüsten sich keine Nucleolen finden lassen wollen, noch weiter mit Alkohol aus und man wird sie finden. Als ein sehr gutes Mittel, die gesonderte Existenz der Nucleolen zu verdeutlichen, habe ich früher (35) das Solidgrün empfohlen, welches bei Anwendung der

1) **29**, S. 355, 360 und a. a. O.

HERMANN'schen Färbung rascher wie Safran und andere aus den Gerüsten extrahirt wird, an den Nucleolen aber sehr zäh haftet. Aber man braucht Derartiges gar nicht. Ein sehr einfaches Verfahren, die getrennte Coexistenz der Nucleolen und Gerüstknoten an einem und demselben Kern zu zeigen, habe ich schon vor 4 Jahren erwähnt. Man beobachte einen mit Alkohol absolutus durchtränkten Kern ungefärbt, während eben Nelkenöl eindringt und den Alkohol verdrängt. Vor der Oeldurchtränkung sieht man in den Gerüsten, die gegen den Alkohol stark Licht reflectiren, keine Nucleolen und die Gerüste sehr deutlich (Fig. 26, Taf. IIb, a); man glaubt einen Kern ohne Nucleolen zu haben. Nachdem das Oel den Lichtbrechungsunterschied ausgeglichen hat, sieht man die Gerüstbalken abgeblasst oder ganz verschwunden und da, wo ihre Verdickungen waren, liegen jetzt deutlich die kleinen, rundlichen Nucleolen, die noch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen haben, wie das Nelkenöl, während das Gerüst etwa dasselbe hat (Fig. 26, b).

Da das letztere nur ein bequemes demonstratives Beispiel, aber natürlich nicht ein Beweis dafür ist, dass es überall abgegrenzte Nucleolen giebt, so empfehle ich noch folgenden einfachen Versuch, der mir in der vorliegenden Frage schon für sich ausschlaggebend scheint und den ich aus sehr reichlicher Erfahrung verbürgen kann.

Man nehme drei frische Kiemenblätter von einer lebenden Salamanderlarve.[1]) Das eine lege man in Chromsäure, färbe es dann scharf mit Safranin oder Gentiana, ziehe mit Alkohol aus und helle auf. Das zweite fixire man mit Osmiumsäure (von beliebigen Procenten zwischen 0,1—2) und färbe es mit dünner Hämatoxylinlösung. Das dritte fixire man mit Osmiumsäure wie das zweite und färbe es nicht. Fig. 29a, b, c, Taf. IIb sind die Bilder, welche die Epithelkerne an diesen drei Präparaten dann zeigen: in dem Safraninpräparat (29a) sieht man, wenn anders die Tinction des Gerüstes sehr stark und scharf ausgefallen ist (vergl. oben), keine runden abgesetzten Nucleolen, sondern eckige Netzknoten, also Bilder, wie sie KLEIN und RETZIUS für die wirklichen Nucleolen nehmen, die durch Fortsätze mit dem Gerüst in Connex stehen sollen. — In dem ungefärbten Osmiumpräparat (Fig. 29c) sieht man in allen Kernen[2]) keine Spur von Gerüsten, dafür aber einige glänzende, rundliche Nucleolen, die aber viel kleiner sind, als die Gerüstknoten in dem vorigen Präparat. — Endlich das gefärbte Osmiumpräparat

1) Ich habe keine Erfahrungen über die Tritonlarve, denke aber, dass es sich hier an Kiemenplatten und Schwanzflosse schwerlich anders verhalten kann.

2) Wenn es nicht gerade Tochterkerne sind, die noch nicht wieder Nucleolen erhalten haben.

(29 b) zeigt die Mitte zwischen diesen beiden Zuständen; die kleinen Nucleolen sind deutlich abgegrenzt und durch Färbung etwas markirt zu sehen, aber neben ihnen erscheinen noch Theile des blasser gefärbten Netzwerks.

Ich glaube, die Zweifler an der Selbständigkeit der Nucleolen werden schwerlich annehmen wollen, dass dieselben in diesem Falle nicht präexistirt hätten, sondern als Kunstproducte durch die Osmiumsäure hervorgerufen seien. Sollte dies aber wirklich Jemand denken wollen, so würde er widerlegt durch die vielen bekannten Fälle, in denen man derartige rundliche glänzende Nucleolen in lebenden oder ganz frischen Kernen schon ebenso sieht, wie sie nachher durch Osmiumsäure oder andere dargestellt werden. Um nur einige ganz sicher lebende Beispiele zu geben[1]), empfehle ich lebende kleine Arthropoden verschiedenster Art oder Larven von solchen, lebende Räderthiere, wie Lacinularia, lebende und rotirende Molluskenembryonen[2]), ganz frische Ovarieneier der verschiedensten Thiere. Ueberhaupt hätten schon die lange bekannten grossen, glänzenden, rund abgegrenzten Nucleolen der Eier, der Nervenzellen von dem Versuch abmahnen können, die substanzielle Besonderheit derselben gegenüber dem Gerüst anzutasten. Und ich hätte diese ganze Vertheidigung derselben für überflüssig gehalten und hier erspart, wenn nicht in neueren Handbüchern[3]) diese Frage im Ernst als noch unentschieden behandelt wäre, und wenn nicht BALBIANI (5) es noch für nöthig gehalten hätte, mir mit seinem Object Chironomus in diesem Punkt zu secundiren. Dieses ist allerdings, wie er mit Recht hervorhebt, ein ausgezeichnetes Beispiel dafür, dass Nucleolensubstanz und sonstige intranucleare Structur von einander materiell verschieden sind (vergl. Fig. 14, Taf. I und BALBIANI a. a. O.).

Ich bin mit RETZIUS (gegenüber PFITZNER) darin ganz einig, dass die Nucleolen in den überwiegend meisten Fällen und Kernarten (nicht in allen, s. unten) in Gerüstbälkchen oder deren Anschwellungen gelagert sind, und wenn die von RETZIUS gewählten Worte, „sie hängen mit dem Balkengerüste direct durch Fortsätze zusammen", nichts weiter als dies bezeichnen sollen, so würden sie mit meinen früheren und jetzigen Ergebnissen der Hauptsache nach

1) Ich will dabei die Salamanderlarve ganz aus dem Spiel lassen, weil es gerade hier in der That bei vielen Kernen des lebenden Gewebes nicht so leicht ist, abgegrenzte Kernkörperchen zu sehen.

2) z. B. von Anodonta (vgl. 27, S. 280—81, Taf. XVI, Fig. 15, 22, 23), die man sich im August und September leicht verschaffen kann. An solchen sind die kleinen runden Nucleolen leicht zu sehen. Es können ebensogut Embryonen von vielen anderen Wirbellosen dienen.

3) z. B. ORTH, Cursus der Histologie.

übereinstimmen. Aber jene Worte können offenbar zunächst dahin verstanden werden, dass dieser Zusammenhang auch ein continuirlicher Uebergang und dass die Substanz der Nucleolen und Balken durchaus eine und dieselbe und ohne gegenseitige Absetzung sei. Eine solche Verschiedenheit beider Dinge muss ich aber durchaus festhalten, obwohl ich hinsichtlich der Entstehungsgeschichte der Nucleolen in den jungen Kernen der gleichen Ansicht war und bin, wie sie RETZIUS jetzt entwickelt hat, dass sie als Substanzansammlungen im Bereiche des Gerüstes entstehen. Wie sie aber fertig vorliegen, sind sie besondere Bestandtheile des Kerns und besonderer Unterscheidung und Benennung werth, denn wo ein Ding in einer so bestimmten Erscheinungsform und einer solchen Verbreitung auftritt, wie die Nucleolen in den Zellkernen, da muss es auch physiologisch eine besondere Bedeutung haben.

B. *Vorkommen.*

Ob Nucleolen in allen Zellkernen vorkommen, lässt sich heute nicht feststellen. Nach den vorliegenden Kenntnissen muss ich es aber wahrscheinlich nennen.[1])

Bis vor Kurzem bin ich noch der Ansicht gewesen, dass es zum Mindesten einige wenige Kernarten gebe, die sicher ohne wahre Nucleolen wären, nämlich die Kerne der rothen Blutzellen bei Amphibien und anderen, Hodenepithelien und die quergeschichteten Stäbchenkerne der Retina bei Säugethieren. Aber dann habe ich zunächst in den letzteren mit Hülfe von Osmiumbehandlung und Oelimmersion die Nucleolen gefunden (Taf. V, Fig. 76). Ich untersuchte darauf die mit sehr dichten Gerüsten versehenen[2]) Kerne des Hodenkeimepithels bei Salamandra mit den gleichen Mitteln; an Osmiumpräparaten sind jene Gerüste unsichtbar oder ganz verblasst, die Kerne etwas gequollen und zeigen aufs Deutlichste ein bis mehrere mattglänzende Nucleolen, die man sonst vor dem Gerüst nicht sieht. — Es bleiben noch die Kerne der rothen Blutzellen bei den vier unteren Wirbelthierclassen[3]); diese nehmen durch

1) Abgesehen vielleicht von ganz besonders modificirten Zellkernen, wie es die Spermatozoenköpfe sind.

2) Vergl. im Abschnitt III die Abbildung (Text) oder Arch. f. mikr. Anat. Taf. 9. Fig. 37. Bd. XVIII.

3) Dass die sogenannte Granulirung in diesen Kernen nicht auf wahre abgegrenzte Nucleolen, sondern auf ein Gerüst zurückzuführen ist, wird im Folgenden (unter C) besprochen.

Osmiumsäure allerdings nicht, wie es sonst bei Kernen geschieht, einen blasig-gequollenen Habitus an, sondern werden compact, glänzend, meist unter einiger Schrumpfung und lassen in diesem Zustand gewöhnlich die Gerüststructur recht wohl erkennen [1]); aber sie zeigen so nichts von Nucleolen, und ich habe solche in ihnen bis jetzt überhaupt mit keinem Mittel gefunden. Trotzdem können sie darin sein, denn es sind dies ja relativ sehr kleine und sehr dichtnetzige Kerne, an denen solche Dinge besonders schwer erkennbar sein müssen. Sollten hier aber die Nucleolen wirklich fehlen, so würde zu fragen sein, ob das nicht ein ganz besonderer Ausnahmefall zu nennen sei, da die rothen Blutzellen ja, physiologisch genommen, auch eine ganz besondere Art von Zellen sind.

Auerbach (3, S. 79 ff.) hat allerdings das Vorkommen enucleolärer Kerne, im Gegensatz zu dem bekannten von uni- und multinucleolären, bestimmt hingestellt. Wenn man aber seine Befunde befragt, so zeigt sich sofort, dass sie sich nur auf Fälle beziehen, in denen man es mit jungen Tochterkernen bald nach erfolgter Theilung zu thun hat oder zu thun haben kann.[2]) Bei diesen existiren in der That noch keine Nucleolen, wie oben besprochen ist; die betreffende Angabe Auerbach's ist in diesem Sinne also vollkommen richtig, nur glaube ich schwerlich, dass man mit ihm diese jungen Kerne „ganz klar“ nennen kann, wenn sie auch ohne Reagentien so aussehen; denn dasselbe ist der Fall z. B. mit den jungen Tochterkernen im Echinodermenei (Taf. VII hier), dort zeigt aber Säure und Färbung und zeigen vor Allem auch die Theilungserscheinungen, dass sie geformte chromatische Gerüststränge enthalten.

Man hat nach alledem jetzt Grund, die Nucleolen für wesentliche Bestandtheile der Zellkerne zu halten, so weit ein fertiger ausgebildeter Zustand der letzteren vorliegt; mit anderen Worten, es ist anzunehmen, dass im Ganzen das Leben und die Function des Zellkerns auf die Existenz von Nucleolen zugepasst ist. Es soll damit jedoch nicht der Satz aufgestellt sein, dass der Besitz von Nucleolen für einen jeden fertigen Zellkern in jedem physiologischen Zustand erforderlich ist. Vielleicht kommen wirklich, auch abgesehen von den jungen Tochterkernen, enucleoläre Kerne vor; der Beweis dafür wäre aber noch erst zu liefern.

---

1) Besonders gut bei Fixirung mit Chrom-Essig-Osmiumgemischen.

2) Kerne von Furchungszellen des Froscheies; Zellen der Keimhaut des Musciden-Embryo. Bei den letzteren kommen hier zwar auch die Kerne in Betracht, die man, nach Weismann, zur Zeit von Auerbach's Arbeiten durch freie Kernbildung im Keimhautblastem entstehen liess, und so fasste Auerbach (a. a. O.) die Sache auf. Jetzt hat Weismann selbst (105) gezeigt, dass diese Kerne wahrscheinlich alle durch Theilung vom Kern des Eies abstammen.

Auf Pflanzenkerne, über deren Ruhezustand ich keine hinreichende Erfahrung habe, will ich diese Aeusserungen nicht erstreckt haben.

Für weitere Prüfungen in dieser Richtung mag noch darauf hingewiesen sein, dass sie nicht blos mit einer Beobachtungsmethode oder einem Reagens, sondern durch genauen Vergleich verschiedener gemacht werden müssen. Wenn man sich z. B. blos auf Präparate aus chromsauren Salzen verlassen wollte, so würde man dazu gelangen, fast alle Kerne ohne Nucleolen und nur mit Gerüstknoten versehen zu finden; denn solches sind die falschen Bilder, welches die chromsauren Salze meistens zu Wege bringen.[1]) Auch der alleinige Gebrauch von Essigsäure oder anderen organischen Säuren würde nicht ausreichen, da sie die Gerüste vielfach zu stark lichtbrechend macht, um Nucleolen darin deutlich zu lassen. Anwendung von Osmiumsäure, frische Untersuchung in 0,6 p. c. Kochsalzlösung und Zusatz von destillirtem Wasser sind nach meiner Erfahrung die besten und bequemsten Mittel, um über die Anwesenheit wahrer Nucleolen zu entscheiden.

C. *Zahl. Auszeichnung eines oder einzelner Nucleolen an Grösse und Beschaffenheit. Haupt- und Nebennucleolen.*

Die Nucleolen sind in den Kernen mancher Zellenarten durchweg oder vorwiegend in Einzahl vorhanden (z. B. Nervenzellen von Vertebraten, manche Eier), in anderen für gewöhnlich mehrfach; diese Mehrfachheit ist offenbar physiologischem Wechsel unterworfen und es empfiehlt sich dafür die von Auerbach (3) angeführte Bezeichnung multinucleoläre Zustände. Doch ist dies nicht so zu nehmen, als ob für viele oder gar für alle Kernarten die Einzahl der Nucleolen die Regel, die Mehrzahl ein physiologischer Ausnahmezustand wäre; die Kerne der meisten Gewebszellenarten haben entschieden für gewöhnlich mehrere Nucleolen. Die Zahl ist bei Thierzellen selten über 8 (mit Ausnahme der Kerne meroblastischer Eier), bei den meisten Arten von Thierzellen durchschnittlich 3—5. Ueber Pflanzenkerne habe ich keine ausreichende Erfahrung in diesem Punkt; nach dem, was ich gesehen habe, scheint es dort im Grossen und Ganzen ähnlich zu sein.

Dass die Zahl der Nucleolen bei vielen Zellenarten sich physiologisch ändert und Periodicitäten unterworfen ist, wie dies Auerbach (3) nach ausgedehnten Untersuchungen aufgestellt hat, lässt sich ge-

1) Vergl. oben in diesem Kapitel, I A.

wiss nicht bestreiten und ist in einzelnen Fällen evident.[1]) In den Najadenéiern habe ich die Entstehungsgeschichte der multiplen Nucleolen zu verfolgen gesucht und gefunden, dass hier bei Anodonta erst unmittelbar vor der Brunstzeit zahlreiche Nebennucleolen gebildet werden, und zwar auf Kosten der stark lichtbrechenden Portion des Hauptkernkörpers (28, S. 18 ff.). Ein sehr reiches, durch lange und vielseitige Forschung gewonnenes Material für diese Frage findet sich in den erwähnten Untersuchungen AUERBACH's. Um aber dasselbe heute vollgültig zu verwerthen, wird die Erwägung hinzukommen müssen, dass zur Zeit von AUERBACH's Arbeiten über die Existenz der Gerüste und Stränge in Zellkernen noch nichts bekannt, und also die Verwechselung der optischen Durchschnitte von solchen mit Nucleolen nicht überall ausgeschlossen war. Wenn AUERBACH für die Säugethiere und Batrachier den Satz aufstellte (a. a. O. S. 92): „die Zahl der Kernkörperchen in einem Kern beträgt 1—16 und in extremen Fällen selbst bis über 100", so stimmt damit nicht meine obige Angabe, welche die Zahl der Nucleolen für den Durchschnitt auf nicht mehr als 8, meistens darunter fixirt. Ich bitte zu berücksichtigen, dass ich dabei nach langer Untersuchung und zwar besonders nach solchen Mitteln urtheile, welche erlauben, die wirklichen Nucleolen von Theilen des Gerüstes zu unterscheiden (Osmiumsäure, Wasserwirkung, geeignete Nucleolen-Färbungen, s. oben in diesem Capitel). Es sei ferner beispielsweise daran erinnert, dass AUERBACH (S. 99 a. a. O.) in den Kernen der rothen Blutzellen vom Proteus und Frosch 8—16 Nucleoli fand, während ich diese Kerne gerade als solche beschrieben habe, welche der Nucleolen anscheinend entbehren und nur Gerüste führen (falls nicht die Nucleoli hier so äusserst klein sind, dass sie selbst mit den besten neuen Linsen unkenntlich bleiben). In diesem Fall hat AUERBACH offenbar, wie in anderen, die optischen Schnitte der Gerüstbalken richtig gesehen, aber als Nucleolen genommen.

Es ist der häufigste Fall, dass einer der Nucleolen an Grösse besonders vorwiegt. Obwohl dies durchaus nicht durchgeht, wird es doch so häufig getroffen, dass es unstreitig irgend eine wesentliche typische Bedingung in den Lebensvorgängen des Kerns haben muss und deshalb hervorgehoben zu werden verdient. Man kann dies am Einfachsten thun, indem man die grossen Kernkörper als Hauptnucleolen, die übrigen kleineren, wo sie vorhanden sind, als Nebennucleolen bezeichnet.

---

1) Die mir eben zugehende Arbeit von M. NUSSBAUM, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen (82a), enthält wichtige Beiträge zur Kenntniss multinucleolärer Zustände (vergl. S. 339—340 a. a. O.).

Als ein Beispiel, welches dies Verhältniss deutlich illustrirt, sind die Kerne der Eierstockseier von Wirbelthieren und von manchen

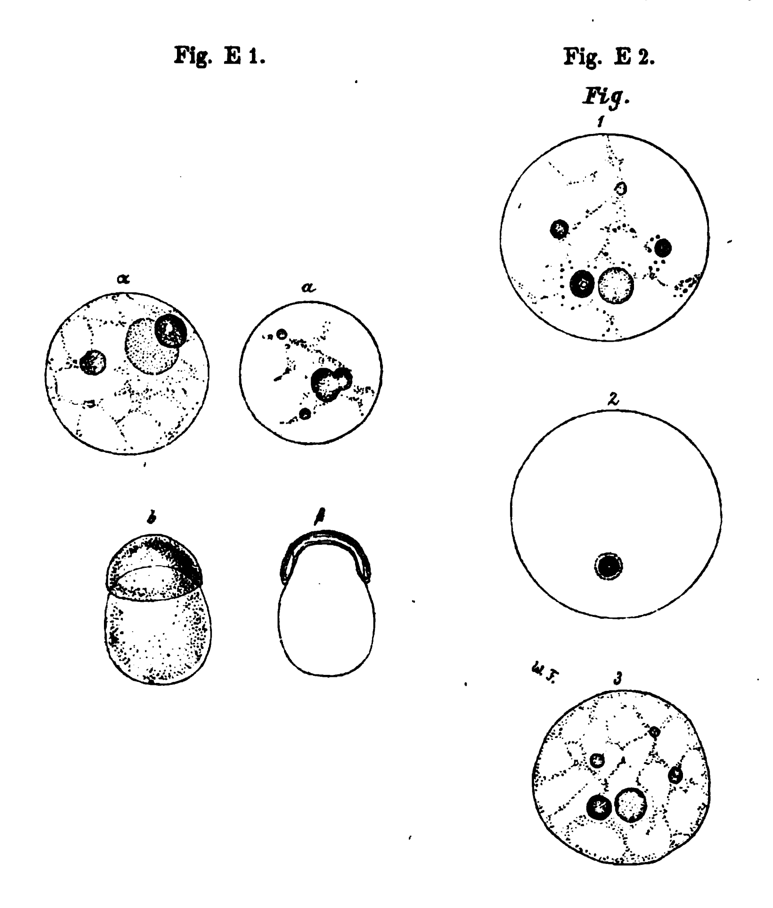


Fig. E 1.

a. Kern eines Eierstockseies von Unio, frisch aus der Zelle getreten in Ovarialflüssigkeit. Zweibuckliger Nucleolus (s. unten, Nucleolen). Geringe Theile der Kerngerüste sichtbar.

α. Ein solcher Kern nach Zufliessen von Essigsäure 5 p. c. — Gerüststränge sind aufgetreten, der grosse blassere Theil des Hauptnucleolus und die Nebennucleolen sind in gleichem Grade gequollen und erblasst, der kleinere Haupttheil des grossen Nucleolus ist ebenfalls, aber schwächer gequollen.

b. Nucleolus eines Eies von Tichogonia polymorpha; der glänzende Haupttheil sitzt als Kappe auf dem grösseren, blassen.

β. Optisches Durchschnittsbild des Gleichen, schematisch.

Fig. E 2.

Ein Kern wie E 1, a. Darunter derselbe, nach Zufliessen von destillirtem Wasser; Alles bis auf den Haupttheil des grossen Nucleolus ist verblasst und anscheinend verschwunden, jener verändert.

Darunter ein solcher Kern nach Behandlung mit Essigsäure von 1/10 p. c.: ist geschrumpft (im Gegensatz zu der Quellung bei Zusatz stärkerer Säure, E 1, *α*).

Nach früheren eigenen Zeichnungen.

Wirbellosen zu nennen.[1]) Bei den ersteren ist im mittelreifen Zustand der Regel nach ein vorwiegend grosser Nucleolus, manchmal zwei ziemlich gleich grosse vorhanden, daneben in verschiedener Anzahl kleinere. Bei den Eiern mancher lamellibranchiater Mollusken liegt das Gleiche vor, hier ist aber zugleich in besonders auffallender Weise der Hauptnucleolus noch besonders different gegenüber den Nebennucleolen. Wie es von LEYDIG[2]) (Cyclas cornea), v. HESSLING[3]) und LACAZE-DUTHIERS[4]) gefunden und von mir bei Najaden näher untersucht ist, besteht hier der Hauptnucleolus aus zwei different beschaffenen Theilen (Fig. 28, Taf. IIb): einem kleineren, der bedeutend stärker lichtbrechend und stärker tingirbar ist, und einem grösseren, blasseren und schwächer chromatischen, der in Säure stärker quillt. Bei Anodonta hängen die beiden Theile zusammen (Fig. 28, Taf. IIb), bei Unio sind sie vielfach nur mit einander in Berührung oder liegen selbst getrennt. Die kleineren Nebennucleolen, die hier in den Balken des Kerngerüstes lagern (in Fig. 28 sehr klein, vergl. Fig. E), zeigen dieselbe Lichtbrechung, Quellbarkeit und Tingirbarkeit, wie der grosse blasse Theil des Hauptnucleolus. Bei Wasserzusatz (Fig. E 2, die mittlere Figur) verschwindet dieser Hauptheil und die Nebennucleolen nebst den Gerüststrängen; es bleibt der kleine, stark chromatische Theil des Hauptnucleolus, indem er dabei noch verschärft wird und, wie es die Figur zeigt, etwas schrumpft und einen scharfen, abgesetzten Contour bekommt. Zusatz von starker Essigsäure (5 p. c. oder mehr) lässt den grösseren, blasseren Theil des Hauptnucleolus rasch aufquellen und verschwinden, während der kleine, glänzende zwar auch etwas quillt, aber erhalten bleibt (Fig. E 1). Schwache Essigsäure dagegen (unter 0,25 p. c.) lässt den glänzenden Theil des Hauptnucleolus schrumpfen und körnig werden und erhält den blassen Theil und die Nebennucleolen, wenn auch in verblasstem Zustand (Fig. E 2 unten). Es ist eigenthümlich, dass dabei auf Anwendung der starken Säure der ganze Kern aufquillt, auf Zusatz der schwachen aber etwas schrumpft (Fig. E 1 vergl. mit E 2, s. Erklärung).

Wie ich an jenem Orte beschrieb, ist die Zweitheiligkeit des grossen Kernkörpers am jungen Eierstocksei noch nicht zu finden, sie bildet sich erst am reiferen heraus.

Bei Anwendung von Kerntinctionen färbt sich zwar der stark brechende Theil der Nucleolen besonders intensiv, aber in erheb-

1) Keineswegs von Allen.

2) Archiv f. Anat. u. Physiol. 1855. S. 60; s. ferner 71, Fig. 266.

3) Die Perlmuschel und ihre Perlen.

4) Recherches sur les organe génitaux des Acéphales lamellibranches. Ann. d. sciences nat., zool. 4 Sér. T. II. 1854. p. 155.

lichem Grade auch der andere Theil und die Nebennucleolen, zugleich natürlich auch das Kerngerüst.[1])

Solche Differenzirung der Hauptnucleolen in zwei Theile kommt bei Eizellen vieler Thiere vor. Bei Dreissena (Tichogonia) polymorpha ist, wie ich früher beschrieb (27, S. 259, Fig. 4, Taf. 16), der stark lichtbrechende und chromatische Theil als Hohlkappe um den blasseren herumgelagert (Fig. E 1). Beim Säugethierei (Kaninchen) finde ich manchmal eine ähnliche Zweibuckeligkeit des Hauptnucleolus, wie bei Najaden, nur in viel kleinerem Maassstab (Fig. 15, Taf. I hier); in den meisten Fällen aber lässt sich nichts Deutliches davon finden, es bliebe aber möglich, das ein ähnliches Verhalten auch hier durchgehend existirt und nur bei der relativen Kleinheit dieser Nucleolen in den meisten Fällen der Beobachtung entgeht.

O. Hertwig (55) hat dann bei einer Anzahl anderer Thiere eine ähnliche Beschaffenheit des Einucleolus gefunden: bei Helix, Tellina, Ascidia intestinalis, Sphaerechinus brevispinosus und Astheracanthion. Es ist denkbar, dass überall an den Kernkörpern der Eier eine solche Zusammensetzung aus zwei Substanzen vorliegen kann; jedenfalls ist sie aber dann bei Verschiedenen von sehr ungleicher Deutlichkeit und Form, und bei Vielen — auch Manchen der Genannten — erst durch Reagentien oder Färbung deutlich zu machen.[2])

Die Vermuthung, dass ein solcher Doppelbau durchgehend allen Hauptnucleolen nicht blos der Eier, sondern auch anderer Zellenarten zukäme, würde einstweilen in der Luft stehen. Bei manchen Zellen, wo die Nucleolen sich durch Grösse auszeichnen — z. B. Nervenzellen, Speicheldrüsenzellen von Insectenlarven, Pflanzenzellen mancher Arten, übrigens auch viele Eizellen — lässt sich weder frisch etwas davon spüren, noch kann ich hier durch Reagentien bis jetzt eine Differenzirung hervorbringen.

1) Bei meinen früheren betr. Arbeiten, 1874 angestellt, hatte ich Pikrocarmin-, Carmin- und Hämatoxylintinction (letztere beiden an Härtungspräparaten) benutzt; erstere macht die frischen Kerne quellen und die Netze undeutlich, letztere beiden tingiren an diesen Eikernen den Kernsaft stark mit. So bin ich damals zu dem Ausspruch gekommen (28, S. 23), die Stränge seien in tingirten Kernen nicht mehr sichtbar, habe mich aber jetzt eines Besseren belehrt.

2) Die Bezeichnungen „Nuclein und Paranuclein", welche O. Hertwig für die beiden differenten Theile des Nucleolus anwandte, scheinen mir bei dem heutigen Stande der Kenntnisse nicht empfehlenswerth. Denn das Nuclein, das wir jetzt als den Träger der chromatischen Kernsubstanz ansehen können, ist gewiss nicht blos in dem kleinen stark lichtbrechenden Theil des Hauptnucleolus, sondern auch in dem schwach lichtbrechenden, in den Nebennucleolen und in dem Kerngerüst vorhanden, wie sich dies ja aus der Tinction (s. oben) ergiebt. Auch kann man nicht sagen, ob es in den Nebennucleolen und dem blassen Theil des Hauptkernkörpers etwa in einer besonderen chemischen Modification vorliegt, die einen eigenen Namen, wie Paranuclein, rechtfertigen würde.

Ebenso wissen wir noch nichts darüber, ob auch bei anderen kleineren Kernarten, als den jetzt erwähnten, die durch Grösse ausgezeichneten Nucleolen sich auch durch ihre Beschaffenheit vor den übrigen auszeichnen, wie dies bei den Süsswassermuscheleiern u. a. der Fall ist, ob also die Unterscheidung von „Haupt- und Nebennucleolen“ eine durchgehende Geltung beanspruchen kann.

Die absolute Grösse der Nucleolen steht bei den meisten Zellenarten in annähernder Proportion zur Grösse der Kerne selbst. Ich bitte diesen Ausspruch, der nur in Bausch und Bogen gelten kann, nicht auf die Spitze zu stellen; ich weiss wohl, dass er Ausnahmen erleidet. Eine solche sind z. B. die relativ grossen Kernkörperchen, die bei vielen Arthropodenlarven vorkommen. Man kann daraus wieder durchaus nicht folgern, dass Kerne von Larvenformen oder Embryonen überhaupt besonders grosse Nucleolen hätten, bei Wirbelthieren z. B. lässt sich dies nicht aufstellen, obwohl allerdings an jungen Säugethier- und Vogelkeimen die Nucleolen im Verhältniss zum ganzen Kern etwas grösser sind, als an Geweben erwachsener Thiere. Bei Amphibienlarven ist es wieder anders; diese — die ja in Bezug auf viele histogenetische Verhältnisse mit Embryonen mittlerer und älterer Reife parallel gehen — haben vielmehr relativ kleine Nucleolen (vgl. z. B. Taf. IIb, Fig. 29c; so ist es bei Salamanderlarven in fast allen Geweben). — Wenn ich also den obigen Satz, trotz allen diesen Schwankungen und Ausnahmen, überhaupt hingestellt habe, so geschah es, weil die Physiologie der Nucleolen fast eine terra incognita ist und weil in solchem Fall Alles, was auch nur entfernt nach einer Regel aussieht, notirt zu werden verdient. Und das wird man, wie ich glaube, wenigstens für die erwachsenen Gewebe der Vertebraten bestätigt finden, dass im Ganzen und Grossen eine grössere Kernart auch grössere Hauptnucleolen hat. Die Eier und Nervenzellen der Säugethiere bieten dafür wiederum ein anschauliches Beispiel.

Kerne von einfach eingeschnürten Formen, wie Fig. C (oben) im Cap. 16, zeigen sehr häufig, wenn auch nicht durchgehend, zwei ziemlich gleich grosse Nucleolen so gelagert, dass je einer etwa die Mitte einer Schnürhälfte einnimmt. Der Befund ist gewiss sehr oft gemacht, und hat von Remak bis heute zu dem Glauben beigetragen, dass die betreffenden Kerne sich durch Abschnürung theilen wollten und dass die Einleitung dazu eine Theilung des Nucleolus gewesen sei. Der Beweis für derartige Theilungen steht aber immer noch aus (s. Abschnitt III). Wir wissen nicht einmal, ob die beiden Nucleolen in Fig. C aus der Theilung oder Trennung eines einfachen hervorgegangen, oder ob jeder für sich entstanden ist. Da Formen wie Fig. C sich an lebend beobachteten

Kernen viele Stunden lang erhalten, ohne ihre Form zu ändern (Flemming 29 u. a.), so ist es auch möglich, dass sie darin noch viel länger beharren. Es ist daran zu denken, ob die nahezu centrale Lage des Nucleolus in je einer Schnürhälfte des Kerns bei solchen Formen irgend welche physiologische Bedeutung im inneren Stoffwechsel des Kerns haben mag. Bei den viellappigen Kernen (Maulbeerformen), die z. B. an jungen Ovarialeiern von Wirbelthieren vorkommen (s. die Textabbildungen im III. Abschnitt), findet man nämlich recht oft die hier zahlreichen Nucleolen auch im Ganzen und Grossen so vertheilt, dass je ein grösserer in je einem Buckel des Kerns liegt, doch geht das nicht ganz durch. Für die Deutung dieser maulbeerförmigen Kerne als Theilungsformen hat man heute ebensowenig Sicherheit, als bei den einfach geschnürten.

Von sonstigen Formverhältnissen der Nucleolen sind die Vacuolen [1]) zu nennen, die in ihnen vorkommen, und nach der Bezeichnung von Schrön (96b), der solche im Kernkörper des Säugethieres fand und für solide Körperchen hielt, wohl als Schrön'sche Körner, oder als Nucleololi bezeichnet worden sind. Es ist wohl jetzt allgemein anerkannt, jedenfalls durch die Schraube leicht festzustellen, dass es Räume sind, welche von Flüssigkeit, oder doch von einem viel weniger lichtbrechenden Medium gefüllt werden, als die umgebende Nucleolensubstanz ist.

Bei Beobachtung frischer Kerne in sogenannten indifferenten Medien verschiedener Arten überzeugt man sich leicht, dass mehrfache Vacuolen in den Kernkörperchen mit dem Absterben auftreten und die vorhandenen sich vergrössern. Man könnte also zunächst alle solche Vacuolen überhaupt als Leichenerscheinungen oder Kunstproducte in Verdacht nehmen. Dies würde aber mit Unrecht geschehen. Denn man sieht eine Vacuole, manchmal noch mehrere kleinere daneben, manchmal auch mehrere gleich grosse in vielen Objecten, deren Lebenstreue nicht wohl zu bezweifeln ist, so in den grossen Nucleolen der Eierstockseikerne von Muscheln (so Anodonta, Taf. IIb Fig. 28, hier immer in dem stark lichtbrechenden, kleineren Haupttheil des Nucluolus; übrigens bei sehr vielen anderen Muscheln); ebenso in unmittelbar entnommenen Echinodermen- u. a. Eiern, in ganz frisch beobachteten Nervenzellen, in Pflanzenzellen; es lassen sich noch viele Beispiele hinzufügen. Diese einzelnen, oder in geringer Zahl vorhandenen Vacuolen der Kernkörperchen muss ich also für präformirt halten, die zahlreichen dagegen, welche man nach und nach im Präparat auftreten sieht, sind nachweisbar Veränderungen.[2])

---

1) Vergl. Fig. 28, Taf. IIb.
2) Siehe 28, Taf. I, Fig. 13.

Mit Hülfe von stärkerer Osmiumsäure, bei günstiger Wirkung auch von Chrom- und Pikrinsäure, kann man die ursprünglichen Vacuolen an verschiedenen Objecten naturtreu fixiren. Natürlich muss das Object lebend behandelt werden.

Ob nun alle Nucleolen solche Höhlchen besitzen, wird für heute, bei der Kleinheit der meisten, nicht zu entscheiden sein.

Ich verweise noch auf die Mittheilung KLEINENBERG's (56 a, S. 41), „dass im Kernkörperchen des jungen Eies von Hydra ein stark lichtbrechendes Körperchen erscheine (Taf. II, Fig. 11 a. a. O.), das die grösste Aehnlichkeit mit einem Oeltröpfchen habe (SCHRÖN'sches Korn) und nach kurzer Zeit wieder schwinde." Da „SCHRÖN'sche Körner" in sonst bekannten Fällen schwächer lichtbrechend als die Nucleolensubstanz, also Vacuolen sind, so verdient diese interessante Ausnahme Aufmerksamkeit. —

FROMMANN hat in den Arbeiten, die für diesen und den 1. Abschnitt citirt sind, innerhalb der Nucleolen vorkommende Körnchen, Fäden und Stränge beschrieben [1]) und zwar zum Theil nach lebenden Objecten. Die Möglichkeit, dass durchweg ein innerlich differencirter Bau der Nucleolen besteht, ist nicht abzuweisen. Gerade an den grössten thierischen Kernkörperchen aber, die sich besonders leicht frisch untersuchen lassen, also denen von Eiern und peripheren Ganglienzellen (z. B. Spinalknoten des Frosches) darf man nicht erwarten, etwas Derartiges zu sehen. Sie erscheinen ohne differente Behandlung, abgesehen von den Vacuolen, homogen, und auch nach verschiedenartiger Reagentienwirkung vermag ich nichts von bestimmten Formverhältnissen darin zu finden.

D. *Scheinbare helle Räume um die Nucleolen.*

Diese Erscheinung, die z. B. in Fig. C, S. 96 wiedergegeben ist, wird Allen bekannt sein, die Nucleolen mit stärkeren Systemen näher beobachtet haben. AUERBACH (3) hat sie früher als wirkliche, helle Räume (Höfe) aufgefasst, die das Kernkörperchen umgeben. Es ist leicht, sich zu überzeugen, dass dies Phänomen nichts Anderes ist als ein Reflex, bedingt durch die gerundete Fläche und stärkere Lichtbrechung des Nucleolus. Denn jedes freischwimmende Körnchen von einigermaassen starker Lichtbrechung zeigt, wie ich a. a. O. schon angeführt habe (29, Taf. 15. Fig. 1 e), den Schein um sich her in derselben Ausdehnung, wie ein entsprechend grosser Nucleolus es thut (s. am cit. Ort S. 310).

Man muss diese Reflexhöfe nicht verwechseln mit einer Erscheinung, die an fixirten Präparaten öfter vorkommt und z. B. in Fig. 30 a,

1) z. B. Lit.-Verz. I, 41, Taf. I, Fig. 17, 19, aus pflanzlichen Zellen.

Taf. IIb gezeichnet ist: es trennt sich öfter einmal durch eine leichte Schrumpfung das Stranggerüst des Kerns von dem Umfang des Nucleolus, so dass eine Spalte entsteht [1]) etwa von dem Umfang wie jene Reflexscheine, oder auch grösser; dass diese Spalte hier wirklich vorhanden und nicht durch Spiegelung bedingt ist, ergiebt sich aus dem reinen Farbenbild des Bel. App., das die Reflexe so gut wie ganz ausschliesst und bei dem Fig. 30a, ein scharfgefärbtes Safraninpräparat, gezeichnet ist. Aber man findet bei gleicher Behandlung viele andere Kerne in denselben Objecten, bei denen die Spalte ganz oder fast fehlt, oder von Brücken durchsetzt ist; es handelt sich hier also um ein leichtes Kunstproduct.

Schwerere Kunstproducte kommen häufig an Präparaten aus Kali bichromicum oder anderen Chromsalzen vor. Wie oben in diesem Capitel besprochen, werden an den meisten Kernarten (ausgenommen einzelne, wie Eier, Nervenzellen) die Nucleolen bei Behandlung mit diesen Salzen gewöhnlich überhaupt nicht kenntlich fixirt. Aber es kommt nicht selten vor, dass um grössere Knoten des Gerüstes bedeutende helle Räume entstehen, die als „perinucleoläre Räume" imponiren können; häufig sind sie von zarten Brücken durchspannt. Die Wirkung dieser Salze auf die Kernstructur wurde schon genugsam als unzuverlässig charakterisirt.

E. *Lage der Nucleolen im Kern.*

Als Regel und Typus ist eine Lage der Nucleolen im Innern des Kerns zu betrachten, bei der sie dessen periphere Wandschicht nicht berühren. Meistens werden sie in dieser Lage festgehalten durch die Gerüststränge, entweder ganz umgeben von der Substanz dickerer Stränge, oder eingelagert in den Verlauf von dünneren, oder doch an diesen haftend. Dies muss ich, wie schon kurz erwähnt, gegenüber Pfitzner (85) festhalten und kann mich dafür auch auf Retzius' Zustimmung beziehen (90). Es kommen aber hie und da Fälle vor, wo auch einmal ein Kernkörperchen ganz ausserhalb der Balken liegen kann, und es giebt ferner eine Zellenart, bei der dies Verhalten sehr häufig und selbst typisch zu nennen ist, was auch schon früher von mir erwähnt wurde (29, S. 349, Anm.): Eizellen der Amphibien und Fische. [2]) Fig. G oben zeigt solche freiliegende Nu-

---

1) Dies ist jedoch in der Lithographie Fig. 30a etwas gar zu scharf herausgekommen, der Umfangscontour der Spalte sollte durchbrochen sein.

2) Vielleicht auch Vögel und Reptilien, über die ich in dieser Beziehung keine Erfahrung habe. Aus den intensiven Untersuchungen Eimer's (23a, b) ist gerade über diesen Punkt noch kein Aufschluss zu gewinnen, da zu ihrer Zeit

cleolen im Eikern von Siredon; es wäre allerdings auch hier noch möglich, dass sie durch feinste, nicht mehr sichtbare Bälkchen suspendirt würden.

Wenn, wie ich es nach eigenen und nach RETZIUS' Befunden als wahrscheinlich annehmen muss, die Nucleolen innerhalb der Gerüstbälkchen gebildet werden, sei es nun durch mechanischen Conflux von Substanz oder Verdichtung, sei es durch chemische Processe, so hat es nichts Merkwürdiges, dass sie in den einen Fällen und zwar den meisten an der Stätte ihrer Bildung localisirt bleiben, in anderen aus den Strängen nachträglich herausrücken können.

Bei älteren Amphibieneiern, wo die multiplen Nucleolen bereits viel grösser sind wie in Fig. G, liegen sie grossentheils, wie bekannt, ziemlich gleichmässig vertheilt in der Peripherie des Kerns nahe an der Kernmembran und können dabei auch mit dieser in directer Berührung sein.

Auch bei AUERBACH (3) findet sich letztere Art der Wandständigkeit von Nucleolen schon erwähnt.

Natürlich giebt es Fälle, wo wegen besonderer Dichtigkeit der Gerüstmasse, Kleinheit der Nucleolen, oder Blässe des frischen Objects nicht auszumachen ist, ob die Nucleolen intra vitam in oder ausser den sonstigen chromatischen Structuren liegen; ein solcher Fall (Stäbchenkerne der Netzhaut) ist oben erwähnt. Das vorher Gesagte bezieht sich also nur auf die bis jetzt sicher controlirbaren Objecte.

Einzelne Angaben über Kernarten liegen jedoch vor, in denen die Nucleolen eine ganz wandständige Lage haben. Die frühesten datiren, soviel ich weiss, von LEYDIG (72, S. 15); die Nucleolen in Ganglienzellenkernen vom Blutegel, Eikernen von Synapta, auch Eikernen der Ratte und Kernen der Linsenfasern vom Frosch fand er wandständig und nannte sie geradezu verdickte Partien der Wand. Aehnlich beschrieb HERMANN (52a) das Verhalten beim Blutegel. SCHWALBE (98, S. 28ff.) beobachtete wandständige Lage der Nucleolen und anscheinendes völliges Verschmolzensein derselben mit der Kernwand an Ganglienzellen der Retina von Wiederkäuern. Beim Blutegel haben HANS SCHULTZE (97a, S. 103) und ich uns bei dessen Arbeiten nicht davon überzeugen können, dass der Nucleolus mit der Wand wirklich ein Continuum bildet; wir sahen zwischen beiden stets eine Grenze oder einen Zwischenraum. Die Beobachtungen SCHWALBE's an den Retinaganglienzellen sind gewiss völlig sicher; übrigens habe ich ähnliche Bilder mit wandständigen, von der Mem-

die Stränge in Kernen noch unbekannt waren. — Am Säugethierei dagegen und bei vielen Wirbellosen liegen die Nucleolen jedenfalls in Strängen suspendirt, wenn nicht stets alle, so doch die meisten.



bran nicht trennbaren Nucleolen aus Wiederkäuernetzhäuten öfters selbst vor mir gehabt. Ich bin aber nicht ausser Zweifel, ob sie nicht durch Veränderungen des Absterbens bedingt sein können, und zwar aus folgenden Gründen: die Osmiumsäure ist bekanntlich ein besonders gutes Erhaltungs- und Demonstrationsmittel für Nucleolen (s. oben). An menschlicher und Kaninchennetzhaut, die ganz frisch in Osmiumsäure fixirt und in allen Theilen so gut conservirt ist, wie es Osmium hier nur leistet, finde ich nun an Schnitt- und Zupfpräparaten alle Ganglienzellenkerne, soweit sie überhaupt für solche Beobachtung klar und unverdeckt genug liegen, mit je einem runden, oder doch nur schach eckigen Nucleolus versehen, der eine recht grosse SCHRÖN'sche Vacuole führt, und der meistens im Innern, zuweilen auch nahe oder an der Wand gelagert ist, den ich aber nirgends mit dieser verschmolzen finde. Das Gleiche finde ich, wo die Netzhaut frisch eingelegt wurde und die Conservation überhaupt gut ist, auch an Alkoholschnitten der Retina von Mensch und Thier mit nachfolgender Färbung. Allerdings kann ich nicht behaupten, dass sich alle Ganglienzellenkerne hier so verhalten; denn es sind hier ja auch an dünnen Schnitten nicht alle so gelegen, dass man sie vollständig unverdeckt hat und sicher durchblicken kann, und manche Kerne sind auch an sonst guten Präparaten geschrumpft. Ein weiterer Zweifel entsteht mir aber dadurch, dass ganz unfraglich bei anderen Nervenzellen — centralen, spinalen, sympathischen — die in Rede stehende Wandständigkeit der Nucleolen nicht vorkommt und dieselben durchweg kugelige Form haben, wie dies auch SCHWALBE (S. 35) anerkennt.

An Säugethiereiern, jungen, wie mittelreifen, ist mir eine Lage des Hauptnucleolus, die der Angabe LEYDIG's über das Rattenei entspräche, nicht vorgekommen, allenfalls müsste sie hier Ausnahme sein.

Nach dem Allem lässt sich sagen: wenn wirklich Fälle vorkommen, wo vitaler und normaler Weise der Hauptnucleolus eng an der Kernwand liegt und substantiell keine Grenze gegen sie besitzt, so würden sich diese Fälle, als Ausnahmen, auf die Kerne der Retinaganglienzellen einzelner Thiere und vielleicht noch auf wenige andere Kernarten beschränken. Keinesfalls würde ein solches Verhalten überhaupt für alle Nervenzellenkerne gelten. Ebensowenig kann es hier einem bestimmten Alters- oder Wachsthumszustand entsprechen, denn an spinalen, sympathischen und centralen Ganglienzellen verschieden alter bis erwachsener Thiere findet man nichts der Art, sondern einen grösseren, runden Hauptnucleolus.

Wenn aber demnach die Lage der Hauptnucleolen im Innern des Kerns als regulär und typisch zu gelten hat, so scheint es andererseits ebenso sehr Typus zu sein, dass diese Lage eine mehr

oder weniger excentrische ist. Bei den meisten Exemplaren aller möglichen Kernarten, die man darauf untersucht, springt dies sofort in die Augen; bei solchen, wo der Nucleolus gerade über oder unter dem Centrum des Kerns liegt, kann man es vielfach noch durch vergleichende Einstellung auf das Randprofil feststellen; bei kleinen Kernen wird die letztere Entscheidung natürlich nicht mehr möglich sein. Ob man aus dieser Excentricität ein ganz bestimmtes Gesetz machen kann, lässt sich demnach nicht sagen, jedenfalls repräsentirt sie das gewöhnliche Verhalten.

Eimer (23a) fand in Reptilieneikernen sehr regelmässige Lagevertheilungen der multiplen Nucleolen nach ihren verschiedenen Grössen in der Art, dass solche von etwa gleicher Grösse je in der Ebene einer Kugelschale um den Mittelpunkt des Kerns herum vertheilt und mehrere solche Schalensysteme in einander geschachtelt lagen (s. a. a. O., Fig. 18). Ich verweise dafür auf die genaue Beschreibung Eimer's, da ich am Reptilienei noch keine eigenen Studien gemacht habe. Bei Amphibien und Fischen finde ich keine entsprechende Lagerung der Nucleolen, sondern alle bei jüngeren Eiern ziemlich gleichmässig durch den Kern verstreut, bei älteren, wie schon erwähnt, nahe unter der Kernmembran gelagert. Es ist noch zu bemerken, dass bei Amphibien und Fischen, und wie sich nach Eimer's Arbeit vermuthen lässt, auch bei Reptilien in mittelreifen und älteren Eiern kein einzelner, grösserer Hauptnucleolus vorkommt, was bei sehr jungen Eiern auch hier noch zu finden ist. Bei den älteren erscheinen die multiplen Nucleolen einander substantiell gleichwerthig.

F. *Formveränderungen.*

Der erste Bericht über gesehene vitale Formveränderungen an Nucleolen datirt, soweit meine Kenntniss reicht, von v. la Valette St. George (1866, 104), welcher am frischen Ei einer Libellenlarve deutlichen Gestaltwechsel des Nucleolus wahrnahm (a. a. O. Fig. 2, a b c). A. Brandt (10) beschrieb 1874 Gleiches von den Nucleolen der Ovarialeier von Blatta orientalis (Beobachtung in Hühnereiweiss); die Formveränderungen derselben waren sehr träge, „so dass man bisweilen mehrere Minuten ein Kernkörperchen beobachten konnte, ohne an ihm auffallende Veränderungen zu bemerken.“ Viel lebhafter wurden diese bei Heizung des Objecttisches. Alsbald folgte eine Mittheilung Th. Eimer's (21), welcher in Eiern vom Wels und Karpfen lebhafte Bewegungen der Nucleolen verfolgt hatte; er beschreibt ganz speciell, was in den vorigen Angaben nicht enthalten war, dass wirkliche Fortsätze und Lappen, oft von

etwas blasserer Beschaffenheit als der übrige Nucleolus, ausgeschoben wurden und in langsamem Wechsel schwanden und wieder auftraten. Beobachtungen ähnlichen Inhalts theilte METSCHNIKOFF [1]) von den Nucleolen der Speicheldrüsen bei Ameisenlarven und von denen einiger Eier von Wirbellosen mit. AUERBACH nimmt eine Contractilität der Nucleolen an (60 a, S. 167), obwohl er nach eigenem Geständniss selbst an den dafür günstigen, grossen Nucleolen der Muscidenlarven nichts von Bewegungen wahrnehmen konnte; er schliesst auf solche nur aus den Formen der Kernkörperchen und daraus, dass sie sich in mehrere zerfällen können.

P. KIDD (60 a) beobachtete 1875 Bewegungen an den Nucleolis einzelner, von den übrigen durch Beschaffenheit der Zellsubstanz abweichender Mundepithelzellen beim Frosch (mit entzündeter Mundschleimhaut); er sah in einigen Fällen längere, ihre Form ändernde Fortsätze von den Nucleolen ausgeschoben werden.

Es darf aber nicht unbemerkt bleiben, dass diese Untersuchung zwar in Humor aqueus, aber auf dem geheizten Objecttisch bei ca. 39° C. vorgenommen wurde, wenigstens wurden nur so lebhaftere Bewegungen gesehen. Diese Methode, die ja jetzt verschiedentlich geübt wird, Gewebe kaltblütiger Thiere in unnatürlich erwärmtem Zustand zu untersuchen und darnach vitale Eigenschaften der Zellen beurtheilen zu wollen, scheint mir, wenn nicht verfehlt, so doch sehr unsicher. Wenn, wie MAX SCHULTZE fand (Archiv, Bd. I), die rothen Blutkörperchen der Säugethiere bei Temperaturen von 50° und mehr Bewegungen und Zerschnürungen erleiden, so entnimmt daraus heute wohl Niemand den Schluss, dass sie contractil seien. 39° Celsius liegen von der vitalen Temperatur der Froschgewebe noch weiter ab, wie 50° von der der menschlichen, und wenn man selbst im ersteren Fall Bewegungen längere Zeit fortgehen sieht, so kann man doch gewiss nicht behaupten, dass es physiologische wären.

Weitere Beobachtungen über Nucleolenbewegungen sind mir nicht zur Kenntniss gekommen, und wenn einzelne solche existiren mögen, so hat sich doch die Vermuthung BRANDT's, dass sich solche Bewegungen bald als eine sehr verbreitete Eigenschaft der Nucleolen herausstellen würden, bis jetzt nicht bestätigt, obwohl man annehmen kann, dass bei den so zahlreichen Untersuchungen von Ovarialeiern, besonders Wirbelloser, die seither erfolgt sind, darauf geachtet sein wird. Ich habe mir viel Mühe gegeben, bei frisch untersuchten [2]) Eiern von Echinodermen, Lamellibranchiaten (Fig. E hier), Ascidien,

1) VIRCHOW's Arch. Bd. XLI.

2) Natürlich ohne differenten Zusatz, in der Flüssigkeit, welche das Zupfpräparat des Ovariums lieferte.

bei frisch untersuchten Ovarialeiern des Kaninchens (s. ersten Abschnitt), sowie bei frisch isolirten Ganglienzellen deutliche Formveränderungen der hier überall grossen Nucleolen zu beobachten, es ist mir nie gelungen, ebensowenig bei den jungen Keimen von Anodonta (27, 28) wo man in den flachen Zellen die Kerne recht klar und ohne jeden Zweifel in vitalem Zustand hat und stundenlang ihre recht grossen, runden Nucleolen beobachten kann, ohne sie diese Form ändern zu sehen. — Amphibienlarven sind für diesen Zweck weniger günstig, die Nucleolen sind nicht gross, bei Urodelen von den reichlichen Gerüststrängen stark verdeckt, bei Raninen deutlicher, aber allzu klein.

Hieraus, sowie aus dem Fehlen sonstiger Bestätigungen ergiebt sich also, dass entweder nur die Nucleolen von Eiern und wenigen andern Zellenarten Beweglichkeit besitzen — denn fast nur auf Eier beziehen sich die vorliegenden, unzweideutigen Beobachtungen [1]) — oder dass die Bewegungen der Nucleolen in anderen Zellenarten, wenn sie wirklich vorkommen, nur sehr temporär oder unter besonderen Bedingungen auftreten müssen, da es so sehr schwer glücken will, sie zu sehen.

Es steht nichts im Wege, solche Bewegungen Contractionen und die Substanz, an der sie verlaufen, contractil zu nennen, obwohl dadurch selbstverständlich nichts erklärt wird. Den Ausdruck „amoeboide Bewegungen" würde ich dagegen nicht auf diese Erscheinung anwenden, so lange wir nichts darüber wissen, ob die inneren physiologischen Vorgänge dabei wirklich etwas Gemeinsames haben mit denjenigen, die in einer kriechenden Amoebe oder Zelle spielen.

G. *Substanz und Reactionen.*

So viel Grund wir haben, die Nucleolen als bestimmte und besonders zu unterscheidende Theile im Kern zu verzeichnen, so wenig Recht besteht andererseits für den Glauben, dass sie überall materiell gleichartig untereinander sein müssten, oder dass sie gar nur besonders verdichtete Portionen derselben chromatischen Substanz wären, welche im Kerngerüst vorliegt. Im Gegentheil sind schon manche Fälle bekannt, in denen ersichtlich ist, dass die Nucleolen aus einer anderen, weit anders reagirenden Substanz bestehen als das Gerüst, und ferner, dass die Nucleolen verschiedener Kerne sich der Reaction nach ungleich verhalten.

Für blosse Ansammlungen von Chromatin in zusammengedrängtem, verdichteten Zustand kann man die Nucleolen nicht ausgeben.

---

1) Ausgenommen die eine von Metschnikoff (Insectenlarven).

Dagegen sprechen schon die verschiedenen Resultate der Wasserwirkung auf die Nucleolensubstanz einerseits, auf die Gerüstbalken andererseits, die oben und speciell eben von den Najadeneiern erwähnt wurde (Fig. E oben). In demselben Sinne sprechen aber die Färbungsergebnisse.

Allerdings werden durch manche Färbungen, und zwar solche, welche überhaupt besonders scharfe „Kerntinctionen" geben (Anilinfärbungen) die Nucleolen intensiv und meistens in demselben Farbenton colorirt wie das Gerüst. Als Beispiel diene eine Safraninfärbung; man stelle sich den Kern der Ganglienzelle Fig. 25 Taf. IIb als mit Safranin gefärbt vor[1]), bei starker Tinction dieser Art können Nucleolus und Gerüstbalken den gleichen Färbungsgrad haben.[2]) Wenn man nun aber die Behandlung des Präparats mit Alkohol nur etwas länger dauern lässt, so werden die Gerüststränge sehr rasch viel blasser, endlich ganz farblos, während die Nucleolen noch lange, über Stunden lang, die ursprüngliche dunkle Färbung festhalten, oder doch nur wenig davon abgeben. —

Es ist hier gar nicht daran zu denken, die Ursache der längeren Festhaltung des Farbstoffes in den Nucleolen könnte etwa darin liegen, dass der Alkohol noch nicht in die letzteren eingedrungen sei. Das Präparat, ein feiner Schnitt, verweilt ja stundenlang in dem Alkohol und wird noch ab und zu darin umgeschüttelt. Der Grund muss der sein, dass die Substanz des Nucleolus wirklich den Farbstoff länger an sich bindet, als die Substanz der Gerüststränge, und also müssen beide Substanzen von einander different beschaffen sein.

Besonders auffällig ist dies Verhalten der Nucleolen auch bei den Spirogyrakernen (Fig. 30 a, b, c). Der sehr grosse, runde Nucleolus — manchmal statt dessen zwei bis drei verschieden grosse (30 b) — bleibt nach Safranintinction noch lange leuchtend ziegelroth gefärbt, wenn das feine Gerüst, das nach kurzer Alkoholwirkung ganz ebenso aussah, völlig erblasst ist.

Einige dunkler gefärbte kleine Körner, von derselben Nuance wie der Nucleolus, sind bei diesem Tinctionsgrad auch in den Gerüstbälkchen des Kerns Fig. 30 c zu sehen. Ich mache aber gleich darauf aufmerksam, dass einzelne, ganz ebenso gefärbte Körner auch ausserhalb des Kerns, in den Strängen der Zellsubstanz liegen[3]) (Fig. 30 a, Taf. II).

---

1) Am Präparat war Hämatoxylin verwendet.

2) Wie es z. B. in Fig. 29 a dargestellt ist, wo die Nuance beider Theile so gleich ist, dass man die Nucleolen in den Balken nicht sieht (vergl. aber 29 b, c.)

3) Wohl gleicher Art, wie die tingirbaren Körner, die Schmitz a. a. O. als im Zellprotoplasma gelegen beschreibt.

Man darf nun überhaupt gewiss nicht glauben, dass Alles, was sich mit Safranin oder anderen ähnlichen Anilintinctionen in gleichem Grade färbt, auch genau eine und dieselbe Substanz sein müsste. Einen auffälligen Beleg hiergegen liefern eben die Spirogyrazellen: bei scharfen Anilintinctionen, welche an den Kernen die Bilder der Fig. 30a, b, c zeigen, sind die Chlorophyllkörper in den Spiralbändern der Zellsubstanz (Fig. 47, Taf. IVa) in fast gleichem Grade gefärbt wie die grossen Nucleolen und halten diese Farbe gegen Alkohol sehr hartnäckig fest, wenn auch nicht so lange wie jene. Dass aber Chlorophyllkörper und Kernkörperchen die gleiche, oder nur eine sehr ähnliche Substanz wären, wird wohl Niemand behaupten.

Ferner aber geben andere Färbungen noch stärkere Hinweise derselben Art. Hämatoxylintincturen (nach Klein oder Böhmer) in stark verdünnter Lösung, aber bei tagelanger, also ganz gewiss durchweg eindringender Wirkung färben an Schnitten von Chromsäurepräparaten u. a. die Nucleolen von Ganglienzellenkernen, Eikernen u. a. vielfach [1]) durchweg blasser, als die Gerüststränge. Besonders auffallend ist dies bei manchen Pflanzenzellen: ich zeichne in Fig. 32, Taf. IIIa einen in Knäuelform der Theilung begriffenen Kern aus dem Endosperm von Lilium croceum, wo sich — wie vielfach bei Pflanzen — die Nucleolen noch bis in dieses Theilungsstadium erhalten haben, während sie bei Thierzellen meistens dann schon deconstituirt sind. Bei einer prolongirten Hämatoxylinfärbung [2]) sind die Nucleolen, 6 an Zahl, blassgelbroth geblieben, die Knäuelfäden dunkelviolett (in der Zeichnung nur durch verschiedene Schattirung angedeutet). So verhält es sich an allen Kernen in diesem und ähnlich gefertigten Objecten. Dieselbe Erscheinung kann man an Kernen meroblastischer Eier finden: in all meinen stark gefärbten Hämatoxylinpräparaten von Siredon- und Salamanderovarien sind die multiplen Nucleolen viel blasser tingirt, wie die gestrichelten Gerüststränge im Kern (Fig. G, Cap. 17, IA, S. 134).

Ich habe vollkommen zuzugeben, dass die Tinctionen bis jetzt leider sehr rohe und unsichere Reagentien sind, aber wenn Sub-

1) Nach der obigen Erläuterung ist es also ausgeschlossen, dass hier etwa mangelhafte ungleichmässige Färbungen, bedingt durch zu schwaches Eindringen der Tinctur in das Präparat, die Ursache sein könnten. Aber man kann freilich, wenn man die Lösungen etwas stärker nimmt, auch die Nucleolen ebenso stark tingirt bekommen, als die Gerüste.

2) Lösung nach Grenacher; das sehr kleine dünne, mit Alkohol fixirte Endospermstückchen hat darin unter öfterem Umschütteln über 6 Stunden verweilt. Die Färbung ist somit gewiss nicht zu schwach gewesen, um gleichmässig zu sein.



stanzen sich gegen solche in dem Grade verschieden verhalten, wie in den erwähnten Fällen Nucleolen und chromatische Fäden, Nucleolen und Kerngerüst, so muss der natürlichste und nächstliegende Schluss sein, dass beide chemisch von einander differiren.

Ein Fall ist erwähnt worden, wo eine solche Differenz noch viel ausgesprochener erscheint. Strasburger[1]) gab an, dass in den Kernen von Tradescantia Körner vorkommen, welche sich gegen Jodreaction wie Stärke verhalten. Es bleibt aber hier denkbar, — bis weitere Reactionen untersucht sind — dass diese Dinge nicht Nucleolen, sondern besondere Vorkommnisse zu nennen sind, und dass etwa wirkliche Nucleolen noch daneben existiren. — P. A. Loos (74) beschreibt, dass die in den Eileiterdrüsen der Amphibien gebildeten Eiweisströpfchen nicht blos im Zellprotoplasma, sondern auch im Kern auftreten. Solche Eiweisstropfen wird man jedenfalls mit den wirklichen Nucleolen auseinander halten müssen.

Aber auch abgesehen von solchen Fällen lässt sich nicht behaupten, dass die verschiedenen Nucleolen, die in je einem Kern neben einander vorkommen, unter sich der Substanz nach ganz gleichartig sein müssten. Der grosse Nucleolus des Eierstockseies bei Wirbellosen (s. oben Fig. E und Fig. 28) ist in seinem kleineren glänzenden Haupttheil anders beschaffen, wie die kleinen Nebennucleolen; das ist hier, unter besonders deutlichen und relativ riesenhaften Verhältnissen, leicht zu sehen und durch Reaction und Färbung (s. o.) zu bestärken. Es wäre wohl denkbar, dass ähnliche Differenzen, auch nach der chemischen Beschaffenheit der Substanz, bei anderen viel kleineren Nucleolen ebenfalls vorkommen, bei denen man für jetzt verzichten muss, sie nachzuweisen.

H. *Frage nach dem physiologischen Wesen der Nucleolen.*

Noch vor 6 Jahren hat R. Hertwig (56) den Nucleolen geradezu die wichtigste Rolle in der Physiologie des Kerns zuschreiben wollen, indem er das, was er Kernsubstanz nannte, wesentlich in ihnen localisirt sein liess. Dieser Versuch war noch ohne Kenntniss des allgemeinen Vorkommens von anderweitigen geformten Structuren im Kern unternommen, welche Hertwig damals nur für einzelne Fälle (Eizellen) kannte und auf diese beschränkt glaubte. Nachdem gleichzeitig solche anderen Structuren (Kernstränge, Gerüste) näher untersucht und beschrieben und als Sitz der färbbaren Substanz des Kerns erkannt waren, musste jener Versuch aufgegeben werden, um

1) Ueber ein zu Demonstrationen geeignetes Zelltheilungsobject. Sitz.-Ber. der Jenaischen Ges. f. Med. u. Nat., 18. Juli 1879. Der gleiche Befund bei Frommann, 44, Taf. I.

so mehr, als die Theilungserscheinungen des Kerns zeigten, dass in die Kerntheilungsfiguren keineswegs blos die Substanz der Nucleolen, sondern auch die der Kerngerüste mit eingeht. Es giebt zwar Kerne, in denen die Nucleolen relativ sehr gross sind, und jedenfalls die grosse Hauptmasse des Chromatins, das der Kern überhaupt führt, in sich enthalten; ein recht auffallendes Beispiel dieser Art sind die Kerne von Spirogyra (Fig. 30, Taf. IIb), bei denen auch der Vergleich der Theilungserscheinungen (Taf. IVa) klar genug zeigte, dass der grösste Theil der Masse, aus der die chromatische Kernfigur besteht, vorher im Nucleolus, nur der kleinste Theil davon im Gerüst vorhanden war. Es sind aber dies ganz ohne Frage Ausnahmefälle, die überwiegende Mehrzahl der Zellenarten hat relativ viel kleinere Nucleolen und ihre Theilungsfiguren zeigen deutlich, dass hier, gerade umgekehrt wie bei Spirogyra, der grösste Theil dieser Figuren von dem Gerüst geliefert werden muss und nur ein sehr geringer aus den Nucleolen stammen kann.

Nach der heutigen Sachlage besteht also kein Grund, die Nucleolen als die wichtigsten und wesentlichsten Bestandtheile des Kerns — aber auch ebenso wenig, sie als nebensächliche zu betrachten. Ueber die Frage nach ihrem physiologischen Wesen sind bei der Dürftigkeit der chemischen Kenntnisse nur Vermuthungen gestattet. Ich begnüge mich hier auf diejenigen Thatsachen hinzudeuten, die dabei bis jetzt in Rechnung kommen können, indem ich damit zugleich den Inhalt des Vorstehenden zusammenzufassen suche.

1. Die Constanz von Nucleolen in den meisten Kernarten, ihre Verschiedenheit und Absetzung von den übrigen Kernbestandtheilen und ihre Reactionen geben zunächst Sicherheit, dass sie nicht blos gleichgültige und variable, abgetrennte Substanzbrocken von Kernsubstanz, sondern specifische Producte des Kernstoffwechsels und zugleich auch specifische Formtheile des Kerns sind. Wenn man mit dem Ausdruck Organisation den Begriff eines bestimmt geformten lebenden Theils von bestimmter physiologischer Leistung verbindet, so kann man die Nucleolen ganz wohl Organe des Kerns oder der Zelle nennen. Denn wenn sie auch nicht stabil sind und z. B. bei der Kerntheilung morphologisch verschwinden, so treten sie doch in den Tochterkernen mit den gleichen Eigenschaften wieder auf.[1])

---

1) Hiermit nehme ich eine früher von mir (80, S. 197) aufgeworfene Vermuthung zurück, „dass die Dinge, die wir Nucleolen nennen, vielleicht keine organisch zu nennenden, d. h. auch morphologisch wesentlichen Kernbestandtheile sein möchten, sondern nur zeitweilige Ablagerungen von kommenden und gehenden Stoffwechselproducten des Kerns." Denn wenn auch das letztere der Fall ist, wie ich dies auch heute wahrscheinlich nennen muss, so scheint mir



Da es für diesen Gegenstand darauf ankommt, bei Dingen von gänzlich räthselhafter Function die ersten Erklärungsversuche anzubahnen, so verdient die stoffliche Differenz der Nucleolen von den übrigen Kerntheilen möglichste Hervorhebung, nicht aber die Vernachlässigung, die sie bis jetzt vielfach erfährt.[1])

2. Es giebt stoffliche Differenzen zwischen den Nucleolen im einzelnen Zellkern (Haupt- und Nebennucleolen), sowie auch in der Substanz der Hauptnucleolen selbst. Ob dies nur bei einzelnen besonderen Zellenarten (Eier, s. oben) oder auch allgemeiner vorkommt, ist bis jetzt nicht entscheidbar.

3. Es giebt auch Differenzen zwischen den Nucleolen der Kerne verschiedener Zellenarten. In einzelnen Fällen sind diese Differenzen so gross, dass es fraglich sein muss, ob wir die betreffenden Dinge (z. B. Körner mit Amylumreaction) als Nucleolen im gewöhnlichen Sinne des Wortes rechnen sollen.

4. Formveränderungen intra vitam sind an Nucleolen einzelner Zellenarten wahrgenommen worden. In den meisten thierischen und pflanzlichen Gewebszellen sind sie nicht zu constatiren und, wenn vorhanden, äusserst träge.

Sonderung von Nucleolen in zwei und mehrere Theile intra vitam ist von Auerbach u. A. beschrieben und nicht in Abrede zu nehmen; die Frage aber, ob es sich hier um eine active, amoeboide Contractilität der Nucleolen handelt, oder um einen Zerfall, ist offen zu nennen.

5. Die Vertheilung der Nucleolen in die chromatische Figur, welche bei der Kerntheilung vor sich geht, besteht sicher nicht in einer activen amoeboiden Gestaltveränderung der Nucleolen, sondern in einer allmählichen Deconstituirung und Vertheilung ihrer Substanz (s. hierfür Abschn. III). Ob die letztere als blosse Zerstreuung der Substanz in gröberem, mechanischem Sinne zu denken ist, oder zugleich mit chemischen Umsetzungen einhergeht, wissen wir nicht.

6. Nach der Theilung einer Zelle bilden sich in den dabei getrennten Tochterkernen wieder Nucleolen während des Zustandes, wo in den Kernen aus den karyokinetischen Figuren bereits wieder ein Gerüstwerk sich angeordnet hat. Soweit dieser Process näher

---

doch bei näherer Ueberlegung der Name Organisation auch einer solchen Ablagerung nicht versagt werden zu können, wenn sie in so constanter Erscheinungsform auftritt, wie die Nucleolen es thun.

1) Eine solche Vernachlässigung liegt in der auf einigen Seiten üblichen, summarischen Eintheilung der Kernmasse in „Kernsubstanz und Kernsaft“, wobei man unter dem ersteren Namen die Gerüstsubstanz und die Nucleolen, oder wohl gar noch dazu die Kernmembran zusammenwirft.

beobachtet ist[1]), scheinen die neuen Nucleolen immer in Verdickungen (Knoten) der Gerüstbalken aufzutreten, so dass ihre Bildung aus deren Substanz wahrscheinlich wird.

Das eben besprochene Verhalten der Nucleolen bei der Kerntheilung zeigt jedenfalls, dass ihre Substanz oder doch deren Hauptmasse in diesem Fall bei derselben Lebenserscheinung mitzuspielen hat, wie das Chromatin der Gerüste. Daraus lässt sich aber weder schliessen, dass beide Substanzen lediglich zwecks Mitwirkung bei der Kerntheilung da wären, noch lässt sich andererseits schliessen, dass Nucleolen, und Chromatin der Gerüste, überhaupt beide ganz die gleiche Function im Kern haben müssten.

7. Bei der Chironomuslarve haben die Nucleolen der Speicheldrüsenkerne nach BALBIANI's Entdeckung das höchst merkwürdige Verhalten zu der übrigen, hier als gewundene Fäden vorliegenden Kernstructur, dass die Enden dieser Fäden in die relativ grossen Kernkörperchen eingepflanzt liegen. An eine Verallgemeinerung dieses Befundes lässt sich schwer denken, mit Rücksicht auf die Verhältnisse z. B. bei Eizellen, Nervenzellen und auf die vielen Fälle in anderen Geweben, wo die Nucleolen in Gerüststrängen und -Knoten liegen und selbst oft kleiner sind wie deren Durchmesser.

8. Ueber die chemische Constitution der Nucleolen fehlt bis jetzt jede Sicherheit; nach ihrem Eingehen in die Kerntheilungsfiguren, welche Nuclein enthalten, und nach ihrem tinctorischen Verhalten ist es wahrscheinlich, dass sie reich sind an Nuclein oder an denjenigen Körpern, welche intra vitam das chemisch darstellbare Nuclein enthalten. (Hiervon würden natürlich solche Fälle auszunehmen sein, wo Körperchen in Kernen nachweisbar aus anderen Körpern, Stärke, Schleimstoff o. a., bestehen. Es wäre vorzuschlagen, solche Dinge dann nicht zu den eigentlichen Nucleolen zu rechnen.)

Dieses Material ist sehr bunt, sehr unzusammenhängend und noch sehr wenig geeignet, darauf bestimmte Schlüsse über die Bedeutung der Nucleolen zu gründen. Solche Schlüsse sind um so schwieriger, als wir nicht einmal über die physiologische Function des ganzen Kerns Sicherheit haben. Der Gedanke, der mir bis jetzt am wahrscheinlichsten vorkommt, ist der, dass die Nucleolen besondere Reproductions- und Ansammlungsstellen des Chromatins sind, d. i. der Substanz, welche sich nach dem Früheren entweder

1) Bis jetzt nur bei Amphibien (RETZIUS, ich).

als das Nuclein selbst, oder als die Verbindungen ansehen lässt, welche dasselbe im lebenden Kern enthalten oder repräsentiren. Hierfür spricht schon einfach ihr in den meisten Fällen grosser Reichthum an färbbarer Substanz. Es ist aber dabei nicht zu vernachlässigen, dass die Nucleolen nicht blos einfach als dichtere Klumpen dieser Substanz betrachtet werden können, da sie vielfach anders reagiren als die ruhenden chromatischen Gerüste und als die chromatischen Kernfiguren (vergl. z. B. Fig. 32, s. Erklärung). Entweder ist also in den Nucleolen noch ein anderweitiges Substrat vorhanden, in welchem das Chromatin verarbeitet wird und mit dem es in ihnen durchlagert liegt [1]), oder, was ganz ebenso denkbar bleibt, die Substanz der Nucleolen mag zwar in sich homogen sein, ist aber dann nicht identisch mit Chromatin resp. Nuclein, sondern eine chemische Modification, Vorstufe oder Doppelverbindung desselben.

Diese Gedanken haben nur die Geltung von Vermuthungen; jede neue Kenntniss über Function und Chemie des Kerns kann ganz neue Gesichtspunkte eröffnen.

III. Hülle und Abgrenzung des Kerns gegen die Zellsubstanz.

Schon 1863 hat Kölliker [2]) den Ausspruch gethan „Zellkerne sind Bläschen“; Angaben gleichen Inhalts gehen noch weiter zurück und sind seitdem so oft wiederholt, dass es unnöthig scheint, alle zusammenzusuchen. Allen Beobachtern ist mit Grund die scharfe Absetzung des Kerns gegen die Zellsubstanz aufgefallen, die sich schon am frischen Object zeigt und durch die meisten Reagentien noch verschärft wird. Und man hat sich lange gewöhnt, den Contour dieser Abgrenzung die Kernmembran zu nennen.

Diesen Namen verdient er ohne Frage dann, wenn die Abgrenzung durch eine besonders beschaffene Schicht bedingt ist [3]); er ver-

---

1) Dies würde vielleicht Anknüpfungen an die Befunde Frommann's (s. o.) bieten, nach welchen in Kernkörperchen noch Faden- oder Netzstructuren zu finden sind.

2) Handbuch der Gewebelehre 1863, S. 17.

3) Das Postulat eines „doppelten Contours“, das man in der früheren Histologie gewöhnlich für wirkliche „Membranen“ oder Schichten aufzustellen pflegte, kommt heute wohl in Wegfall, da wir nachgerade einsehen können, dass sehr dünne Substanzlagen als solche abgegrenzt zu existiren vermögen, ohne dass doch für unsere Beobachtungsmittel ihr optischer Durchschnitt das Bild eines doppelten Contours hervorzubringen braucht.

dient ihn selbst dann, wenn diese Schicht von Lücken durchbrochen sein sollte, denn es existirt kein Grund, weshalb man eine durchlöcherte Membran nicht auch eine Membran nennen sollte.

Dass nun eine solche Kernmembran existirt, vielleicht bei allen, jedenfalls bei den meisten Kernarten, muss ich trotz manchen neueren Widersprüchen vertreten.

In früheren Arbeiten (27—30) habe ich den Ausdruck Kernmembran ganz in dem weiten Sinne gebraucht, der im Eingang dieser Sätze bezeichnet wurde, also als Ausdruck dafür, dass überhaupt eine äussere Grenzschicht am Kern vorhanden ist. Diese Schicht habe ich damals als tingirbar, somit als periphere flächenhafte Ausbreitung der chromatischen Gerüstbalken beschrieben, denn dies ist der Eindruck, den sie an den meisten Kernarten unter mittelstarken Systemen bei gewöhnlicher Beleuchtung macht. Nähere Untersuchung mit den neuen Linsen und dem Beleuchtungsapparat ergab mir aber vor zwei Jahren (31), dass an manchen Kernarten die tingirbare Wandschicht nicht ganz continuirlich, sondern von kleinen Unterbrechungen durchsetzt erscheint (Fig. 81, 82. T. V hier). Ich habe damals die Frage offen gelassen, ob ausser dieser färbbaren Wandschicht noch eine anderweitige, vollkommen schliessende Membran den Kern umgiebt.

Für einzelne besondere Kernarten (Kerne der Infusorien, der Rhizopoden) war das Vorhandensein zweier derartiger Wandschichten, einer äusseren Kernmembran und einer inneren „Kernrindenschicht" bereits früher von R. Hertwig (56) vertreten worden.

Gegen die Existenz einer wirklichen, äusseren Kernmembran haben sich inzwischen Pfitzner (84) und Retzius (90) ausgesprochen, beide hauptsächlich auf Grund derselben Bilder gefärbter Kerne, die ich eben erwähnte. Pfitzner, der zu dieser Ansicht unabhängig bereits vor meiner letzten Mittheilung (31) gelangt war, spricht geradezu aus, „das, was man als Kernmembran beschreibe, beruhe auf zwei Erscheinungen: 1. der optische Ausdruck einer scharfen Sonderung zwischen Kern (Kernsubstanz plus Kernsaft) und Zellprotoplasma gebe den äusseren Contour ab; 2. durch diesen schärfer hervorgehoben, erscheine beim ruhenden Kern der wandständige Ausdruck des dichtmaschigen Kerngerüstes als Membran" (a. a. O. S. 296). Zu materiell ganz denselben Schlüssen ist Retzius a. a. O. gelangt; er sagt: „eine wirkliche Kernmembran lässt sich nicht wahrnehmen, sondern nur eine scharfe Grenze gegen das Zellprotoplasma" (S. 138), und sein Schlusssatz 4. lautet: „eine besondere Kernmembran existirt nicht, die äussere Kerngrenze ist zwar scharf, aber einfach, achromatisch; nur hie und da sieht man an dieser

Grenze die gefärbten, verschieden dicken, optischen Schnitte der anliegenden Bälkchen des Gerüstwerks."

Ich habe inzwischen fortwährend auf diese Frage weiter geachtet und muss danach die Existenz einer besonderen, achromatischen, den Kern umgebenden Schicht annehmen, also einer wirklichen, wenn auch bei den meisten Kernarten sehr dünnen Substanzlage, welche offenbar identisch mit der von RETZIUS erwähnten „einfachen Kerngrenze", aber nicht etwa blos der Ausdruck der Berührungsfläche zwischen Kernsubstanz und Zellsubstanz ist.

Erstens kann man diese Lage an manchen Kernen deutlich als solche sehen, so bei Eikernen, Nervenzellenkernen; bei ersteren (Amphibien) ist sie vielfach so dick, dass sie einen deutlichen doppelten Contour giebt. So auch bei den Riesenkernen der Hautdrüsen von Urodelen, Fig. D. Bei den Speicheldrüsenkernen von Chironomus zieht sich, bei Behandlung mit Chromessigsäure, diese Membran von der Zellsubstanz nach innen oft zurück, unter Entstehung eines Schrumpfraumes zwischen beiden, wodurch sie besonders deutlich wird.[1]) Leicht erkennbar ist sie ferner, auch selbst bei grosser Dünne, an solchen Kernen, deren Netzwerk arm an Chromatin ist. Ich empfehle dazu u. A. die plattkernigen Spirogyren (Fig. 30a, Taf. IIb) an Safraninpräparaten; man muss nur durch leichten Druck auf das Deckglas die Kerne so umlegen, dass sie die Fläche darbieten. (Der Kern ist platt linsenförmig, Fig. 30b Kantenansicht, 30a Flächenbild.) Es sind hier bei Safraninfärbung nur der Nucleolus und die einzelnen schwarz gezeichneten Körnchen im Kern noch roth tingirt, das ganze Kerngerüst völlig blass, die Membran des Kerns ebenso[2]); diese ungefärbte Membran sieht man nun vollständig deutlich rings um den schmalen Kernrand ohne Unterbrechung herumgehen und dort, wo Protoplasmastränge abgehen, eine deutliche Grenzschicht zwischen diesen und dem Kerninneren bilden; sie ist zwar sehr dünn, aber mit ZEISS $^1/_{18}$ und SEIBERT $^1/_{16}$ sieht man sie noch einen doppelten Contour werfen.[3]) — Auch bei den Spirogyren mit kugeligen und grossen Kernen (Figuren s. Text im

1) BALBIANI (5, S. 3) spricht in Bezug auf dies Object auch ohne Bedenken von der „membrane d'enveloppe du noyau", an welche oft das eine oder andere Ende des cordon nucléaire sich ansetze.

2) Da ich auf Colorirung verzichtet habe, drückt die Zeichnung dies leider nicht sehr gut aus. Die Kernmembran erscheint darin als schwarzer Strich, sie sollte blasser sein.

3) An Kantenbildern des Kerns (30b) ist natürlich wegen des starken Reflexes über so feine Dinge nicht zu entscheiden. Am klarsten gelingt dies an Flächenbildern von Kernen, die durch Zerdrücken des Algenfadens ganz aus den Zellen isolirt sind und frei schwimmen; solcher war 30a. Vergl. Erklärung der Figur.



dritten Abschnitt) ist die hier dickere Kernmembran gut zu sehen, z. B. an Chromsäurepräparaten (am besten in Wasser, nicht Glycerin).

Ferner liefern Hämatoxylinfärbungen den Beleg, dass eine solche Schicht vorhanden ist. Dasselbe Epithel der Kiemenblätter von Amphibienlarven, welches bei scharfer Safranintinction die Bilder von gefärbten, aber durchbrochenen Kernumfängen giebt, wie sie hier in Fig. 81 und 82 Taf. V gegeben sind und von Pfitzner und Retzius hauptsächlich zu Grunde gelegt wurden, — zeigt bei prolongirter Hämatoxylinfärbung in dünner Lösung eine schmale, deutlich tingirte Umfangsschicht des Kerns, an welche die Bälkchenenden mit oder ohne Verbreiterungen angreifen (Fig. 29a).[1] Das Hämatoxylin ist, wie öfter erwähnt, an Chromsäure- und Alkoholobjecten kein reines Kernfärbemittel, es tingirt hier auch vielfach das Zellprotoplasma, es kann also auch eine sonst „achromatische“ Kernwand tingiren. — Ganz das Gleiche hat man noch deutlicher an Spinalganglienzellen (Fig. 25). An einem Safraninpräparat kann man hier den Grenzcontour des Kerns ganz blass finden, abgesehen von den einzelnen Enden und Verdickungen chromatischer Bälkchen, die daran haften; an einem Hämatoxylinpräparat wie Fig. 25 dagegen geht eine dicke, dunkel tingirte Grenzwand ohne jede Unterbrechung um den Kern herum, welche von den Ansatzportionen chromatischer Balken im Farbenton gar nicht differirt.

Ich will ferner noch daran erinnern, dass man an Eizellen von Wirbellosen, die man im Eierstockssaft rasch comprimirt (Anodonta oder Unio, oder Echinodermen zu empfehlen), an den eben herausgedrückten und schwimmenden Kernen eine ganz deutliche Wandung sieht, die sich beim Flottiren faltet und bei Druck gesprengt werden kann; Niemand kann bei einem solchen Object in Zweifel sein, dass er eine Membran vor sich hat. Diese kann hier aber ganz sicher nicht aus peripheren Verdickungen von Gerüstbälkchen bestehen und demnach durchbrochen sein, denn an frischen Kernen ist hier die Substanz der Gerüste sehr blass und nur wenige, grössere Stränge davon erkennbar.

R. Hertwig hat bereits vor längerer Zeit (56) die Existenz wirklicher Kernmembranen bei verschiedenen Zellenarten, besonders Eiern (Echinodermen, Spinnen, Thalassolampe margarodes) nach Gebühr hervorgehoben.

Endlich aber demonstrirt sich die Existenz einer wirklichen,

---

1) Hier ist die Färbung des Grenzstriches am Kern in der That gerade so zu nehmen, wie sie durch den Ton der Lithographie ausgedrückt ist: ebenso dunkel wie die Bälkchengerüste im Kern und ihre Knoten.

achromatischen Kernmembran bei Gewebszellen der verschiedensten Arten im Wirbelthier ganz besonders deutlich in den Anfangsstadien der Kerntheilung, an den Knäuelformen (Taf. IIIa, Fig. 31b, 33, 34, 35), sowie bei Spirogyrazellen in Stadien, welche den entsprechenden noch vorhergehen (Taf. IIb, Fig. 30c). Von Salamandra hatte ich dies Verhalten schon früher beschrieben [1]), und es war mir um so überraschender, dass PFITZNER (a. a. O. S. 296—297) die Nichtexistenz einer Kernmembran gerade aus den Verhältnissen dieser Knäuelformen hat nachweisen wollen; er giebt vollkommen richtig an, dass in diesen „die scharfe Grenze zwischen Kernmasse und Zellmasse sich noch lange erhalte, dass sich aber in dieser nichts erkennen lasse, was man als Membran deuten könne." Letzteres muss ich aber entschieden behaupten und diese Deutung hier gerade besonders leicht finden. Denn man muss selbst annehmen, dass die achromatische Membran sich in diesen Zuständen entweder sogar besonders verdickt (vergl. Fig. 30c, Spirogyra) oder wenigstens durch beiderseitige Abmarkung von der Zellsubstanz und vom Kernsaft sich absetzt, denn sie ist als wirkliche, substantiell gesonderte Schicht an solchen Knäuelformen ganz über allen Zweifel deutlich. — In den folgenden Segmentirungsphasen schwindet sie, entsprechend meiner früheren Beschreibung, bei Thierzellen in der That, bei Spirogyra bleibt sie noch lange während der Kerntheilung als scharfe, doppeltcontourirte Grenzwand erhalten (Figuren im dritten Abschnitt).

Es ergiebt sich also, dass man einen Unterschied zwischen achromatischer [2]) und chromatischer Kernwandschicht zu machen hat. [3]) Die erstere lässt sich, wie gleich weiter zu besprechen ist, als eine dünne, ringsum schliessende Hülle ansehen. Die letztere ist eine periphere Ausbreitung von Substanz ansetzender chromatischer Bälkchen und ist bei vielen Kernarten lückenhaft, ob bei allen, bleibt noch fraglich.

Fraglich muss es auch noch bleiben, ob die achromatische Membran durchweg ein Attribut des Kerns ist, was bei kleinen Objecten für jetzt nicht auszumachen ist. An den Kernen der rothen

---

1) 29, S. 434, Fig. 3, Taf. XVII, Anmerkung; Taf. VII, Fig. 3 und 4, s. Erklärung daselbst.

2) Um keine Missdeutung zu erwecken, erinnere ich daran, dass diese Membran gleichwohl in solchen Färbtincturen, die keine Kernfärbemittel im eigentlichen Wortsinne sind, tingirt werden kann, z. B. Hämatoxylin (Fig. 25, 29a) oder viele Carmintincturen.

3) In meinen früheren citirten Arbeiten, zu deren Zeit diese Begriffe noch nicht aufgestellt waren, habe ich Beides natürlich noch nicht auseinander gehalten und nur überhaupt von einer Membran in dem Sinne „Grenzschicht des Kerns" gesprochen.

Blutzellen von Amphibien vermag ich bis jetzt nicht einen Ausdruck von solcher Membran zu sehen. Auch an den Kernen der flachzelligen verhornenden Schichten von Plattenepithelien kann ich einen deutlichen Grenzcontour vielfach nicht finden. Aehnlich mag es bei anderen, noch nicht darauf untersuchten Kernarten sein.

Wenn ich nun jene Hülle eine Kernmembran nenne, so ist dies eine rein topographische Bezeichnung, die mir die nächstliegende scheint, weil sie einfach angiebt, dass der Kern durch diese Schicht gegen die Zellsubstanz abgegrenzt wird. Es soll damit nichts über die Frage präjudicirt sein, ob diese Membran, substantiell genommen, zum Kern zu rechnen oder als eine innere Verdichtungslamelle der Zellsubstanz zu betrachten sein mag. Beides ist möglich; so lange chemische Kenntnisse fehlen, würde ein Debattiren darüber nicht viel Werth haben.

Inzwischen ist von SOLTWEDEL (100) in einer Arbeit, die wesentlich die Zelltheilung und Zellbildung betrifft, auch für Pflanzenkerne die Existenz „einer äusserst feinen Kernmembran" anerkannt worden, „die aus einem von den übrigen Kernbestandtheilen differenten Stoff gebildet ist" (S. 356). SOLTWEDEL bezeichnet diese als eigentliche Kernmembran, die tingirbaren Ausbreitungen von Gerüstbalken an ihrer Innenwand mit einem früher von R. HERTWIG empfohlenen Namen als Kernrindenschicht; von Kernwand spricht er dort, wo er es unentschieden lässt, ob die Begrenzung des Kerns von einer dieser Schichten oder von beiden gebildet wird.

In der Anwendung des ersteren Namens Kernmembran stimme ich ganz mit R. HERTWIG und SOLTWEDEL überein, indem ich ihn für die äussere, achromatische Schicht empfehle. Die Ausbreitungsschicht der Bälkchen innen von ihr werde ich chromatische Wandschicht nennen. In der Bezeichnung dieser Lage als „Kernrindenschicht" möchte ich einstweilen nicht folgen, weil sie leicht Missverständnisse veranlassen könnte [1]), und mich, wo ich diese Schicht genau bezeichnen will, des Ausdrucks chromatische Wandschicht bedienen, welcher jedenfalls ganz klar und bestimmt aussagt, was er bedeuten soll. Findet der Name Kernrindenschicht weitere Beliebtheit, so kann man ihn als den kürzeren gern annehmen.

Bezüglich der Arbeit SOLTWEDEL's trage ich hier noch nach, dass er intranucleare Netzwerke in Pflanzenkernen vielfach richtig beobachtet und sie nicht als „protoplasmatische" Gebilde, sondern

1) Denn im allgemein sprachlichen Sinne ist ja auch die äussere achromatische Membran eine „Rindenschicht", ebenso wie jede wirkliche Zellmembran.

mit Recht als zur Kernsubstanz gehörig betrachtet und dass er, im Gegensatz zu KLEIN, in Uebereinstimmung mit mir, das intranucleare Netz mit dem intracellularen Fädenwerk nicht in Verbindung findet. Die Selbständigkeit der Nucleolen hat SOLTWEDEL gleich Anderen nicht hinreichend berücksichtigt.[1])

Für die Physiologie des Kerns ist jedenfalls, ausser der Existenz dieser Grenzschichten überhaupt, die Frage die wichtigste, ob auch noch in der eigentlichen (achromatischen) Membran Lücken existiren, durch welche Substanzbrücken den Kerninhalt mit der Zellsubstanz verbinden könnten, oder durch welche Flüssigkeiten frei strömen könnten.

Ich sehe aber bisher keinerlei Grund, eins oder das andere anzunehmen. Da FROMMANN von seinen ersten Arbeiten an das Hinaustreten von Strängen aus dem Kern in die Zellsubstanz verschiedentlich beschrieben hat, und KLEIN (61 ff.) sich ihm angeschlossen hat, so habe ich fortwährend möglichste Aufmerksamkeit darauf gewandt, mit allen Mitteln auf derartige Vorkommnisse zu achten. Mein Resultat ist aber jetzt wie früher (29), dass ich nichts davon sehen kann, weder an frischen Objecten, bei deren Blässe sich das auch nicht erwarten lässt, noch bei den verschiedensten Reagentienbehandlungen und Tinctionen. Der Kern setzt sich überall mit seiner Membran scharf nach aussen ab, und wo es hie und da erscheint, als ob ein Fädchen in der Zellsubstanz an dieser Grenze die Fortsetzung eines der chromatischen Stränge im Kern bildet[2]), da lässt sich dies doch gewiss nicht behaupten, denn die Zellfäden wie die Kernstränge ziehen in eng gewundenen und geknickten Richtungen, und zwischen beiden liegt eben die scharfe Kernwand, die keinerlei Lücken zeigt. Ich muss sagen, je stärkere Linsen und je besseres Licht ich nehme, desto weniger bleibt von solchen scheinbaren Zusammenhängen übrig. An Präparaten mit Kerntinction, wie es das unten citirte ist, kommt hinzu, dass die intranuclearen Stränge bis zur Kernmembran[3]) scharf und dunkel

---

1) Die sonstigen Schlüsse des Verfassers in Bezug auf die Morphologie des Kerns erlaube ich mir, wegen ihrer sehr allgemeinen Fassung, hier nicht näher heranzuziehen. Er giebt an, in seinen Resultaten darüber zugleich mit BÜTSCHLI, SCHWALBE, R. HERTWIG, STRICKER, KLEIN und STRASBURGER übereinzustimmen; es ist aber aus den Originalen und aus diesem Buch ersichtlich, dass die meisten dieser Forscher in sehr fundamentalen Fragen unter sich differirt haben, und SOLTWEDEL selbst differirt in solchen Fragen z. B. von KLEIN und R. HERTWIG (intranucleare Netzwerke, Nichtzusammenhang derselben mit den Zellstructuren).

2) Vergl. zum Beispiel Fig. 25, Taf. IIb an mehreren Stellen des Kernumfanges.

3) Und an Hämatoxylinpräparaten, wie das vorliegende, ist zugleich die Kernmembran selbst eben so dunkel und ohne jede Unterbrechung mitgefärbt.

sind, aussen von der Membran aber die Färbung an dieser scharf abbricht; die Fäden in der Zellsubstanz haben einen viel blasseren Farbenton. Ich gebe KLEIN (61a, 61b) zwar zu, dass in dem letzteren kein Beweis gegen einen Zusammenhang der Stränge des Kerns und der Zellsubstanz liegt, da ein solcher Strang, soweit er im Kern liegt, chromatinhaltig und draussen chromatinlos sein könnte; aber die Wahrscheinlichkeit eines solchen Zusammenhanges wird durch dies Färbungsverhalten gewiss nicht erhöht.

Für einen solchen Zusammenhang ist neuerdings auch P. A. LOOS (74) nach Arbeiten an den Eiweissdrüsen der Eileiter bei Amphibien und Vögeln eingetreten. Er findet (s. S. 13) denselben allerdings nur wahrscheinlich, gesteht zu, dass er ein Durchbrochensein der Kernmembran — die er an diesen Objecten anerkennt — weder an frischen Präparaten noch Härtungsschnitten constatiren konnte, gründet jenen Wahrscheinlichkeitsschluss aber auf Macerationspräparate, die zwei Tage in Pikrocarmin gelegen hatten und dann erlaubten, durch Zerzupfen Kernmembranen leicht zu isoliren. An letzteren konnte „mit ziemlicher Sicherheit eine Zeichnung von dunklen Punkten wahrgenommen werden, die immerhin als Ausdruck einer Durchbohrung in Anspruch genommen werden dürfte.“ Ich gestehe, hierdurch noch nicht überzeugt zu sein, ohne dass ich an der Richtigkeit der Beobachtung zweifle. Die dunklen Punkte könnten auch Reste von innen ansetzenden Kernbälkchen oder aussen anhaftenden Zellfädchen sein, oder sie könnten einer eigenen Differenzirung der Kernmembran entsprechen, die darum noch keine Poren haben und keine Verbindungsbrücken passiren lassen brauchte.

Es sind allerdings einige Fälle beschrieben, in denen die Kernmembran im optischen Durchschnittsbild am Profil eine Punktirung zeigt, welche als Porendurchbohrung gedeutet worden ist (R. HERTWIG, 56, Fig. 7, 10, Ei der Spinne und Thalassolampe). Da ich zur näheren Prüfung dieser Objecte noch nicht gelangt bin, kann ich darüber nicht urtheilen, führe aber doch an, dass HERTWIG die Erscheinung wörtlich nur als „eine feine Punktirung“ bezeichnet und sich bei ihrer Deutung als Poren entsprechend vorsichtig ausdrückt (S. 76 a. a. O.). Man darf also wohl sagen, dass wirkliche, unzweifelhafte Löcher in der Kernmembran noch nicht demonstrirt sind — und dass sonach auch jedes, etwa behauptete Hineindringen geformter Dinge in den Kern durch „Poren der Kernmembran“ für jetzt hypothetisch wäre.

Immerhin stehe ich dieser Frage ohne jedes Präjudiz gegenüber, und es kommt mir hier nur darauf an, den gegenwärtigen Thatbestand, wie ich ihn ansehen muss, festzustellen. Danach halte ich einen Zusammenhang von Kernsträngen mit Fäden der Zellsubstanz

nicht für erwiesen, ebenso wenig die Existenz von Poren in der Kernmembran. Wenn eins oder das andere oder beides zugleich sich wirklich ergeben sollte, würden sich dadurch in Bezug auf die vitalen Vorgänge im Kern vielleicht wichtige Gesichtspunkte ergeben; wenn es sich nicht herausstellt, würde damit das Leben des Kerns der Erklärung auch nicht verschlossen sein, da wir ohne Diffussionsvorgänge in der Cellularphysiologie ohnehin nicht auskommen.

Ich darf hiernach wohl bitten, mir nicht die Behauptung unterzulegen, dass ein morphologischer Zusammenhang zwischen Structuren innerhalb und ausserhalb des Kerns nicht existiren oder auch nur an sich unwahrscheinlich sein sollte. Ich bin nur der Ansicht, dass er bis jetzt in keinem Fall sicher erwiesen ist, und habe selbst noch nichts der Art gesehen. Und es ist auf einem Forschungsgebiet wie hier doch jedenfalls zweckmässig, zunächst zu untersuchen und festzustellen, wie weit das bisherige Wissen reicht. Im vorliegenden Falle reicht es, soviel ich sehen kann, von aussen wie von innen nur bis an die Kernmembran, nicht durch dieselbe.

Retzius (a. a. O. S. 139) hat sich, ebenso wie ich, nicht davon überzeugen können, dass die intranuclearen Gerüststränge mit dem Fadenwerk des Zellprotoplasma zusammenhängen, und zwar gleich mir unter Benutzung der bis jetzt besten Oelimmersionen.

Die vielen, aus früherer Zeit datirenden Angaben, nach denen Fäden, welche meistens als Nervenenden angesprochen wurden, durch die Zellsubstanz in den Kern hinein und zum Kernkörperchen gehen sollten, glaube ich hier nur kurz erwähnen zu dürfen.[1] Man hat für ihre Beurtheilung daran zu denken, dass die betreffenden Beobachtungen noch mit viel weniger guten optischen Mitteln angestellt wurden, als wir jetzt haben, dass man zur Zeit jener Angaben die Kerne im Allgemeinen für Bläschen mit (ausser den Kernkörperchen) homogen beschaffenem Inhalt oder Körper von homogener Beschaffenheit hielt und von intranuclearen Strängen und Gerüsten, ebenso von den Fädenbildungen in der Zellsubstanz noch nichts wusste. Heute lassen sich alle früher beschriebenen, anscheinenden Bilder von Nervenendigungen in oder an Kernen ohne Zwang als derartige Stränge und Fäden deuten, die gerade etwas stärker oder deutlicher sichtbar waren als die übrigen. Dies ist nach den vorliegenden Befunden die nächstliegende Auffassung; wenn Jemand die Ansicht wieder aufnehmen wollte, dass Nervenfaserenden oder sonst Stränge besonderer Natur irgendwo durch den Zellenleib an den Kern und in den Kern hineinziehen, so würde er zunächst den

1) S. **29**, S. 351 und **34**, S. 23.

Nachweis zu liefern haben, dass solche Stränge etwas Anderes sind und anders reagiren, als die gewöhnlichen Zellfäden und Kernstränge.

Es ist aber in neuerer Zeit noch Zweierlei hinzugekommen, was eine Nervenendigung in Kernen oder Nucleolen abweist oder doch recht unwahrscheinlich macht.

Erstens die Erfahrungen über die Karyokinese bei der Zelltheilung. Man würde zu fragen haben, wo Nervenenden im Kern bei einer so gründlichen Metamorphose im Innern des Kerns bleiben, und wie sie in den Tochterkernen wieder ihre Endstellen erhalten sollen. Vollends schwer verständlich wäre es, dass diese Endstellen in den Nucleolen liegen sollten, welche sich während der Theilung ganz deconstituiren und in den Tochterkernen, von kleinen Anfängen wachsend, wieder auftreten.

Zweitens die kürzlich veröffentlichten Entdeckungen PFITZNER's über die Nervenendigung in den Hautepithelzellen der Amphibienlarven (87), nach denen hier in jede Zelle je zwei Enden, von zwei verschiedenen Terminalfasern stammend, eindringen und mit leichten Anschwellungen in der Zellsubstanz frei endigen, ohne mit dem Kern in Berührung zu kommen. [1])

Es gehört hierher noch die Erwähnung der eigenthümlichen Bilder, die von Nervenzellen verschiedener wirbelloser Thiere als „Kernfortsätze" beschrieben sind [2]); es geht ein einzelner, sehr dicker Fortsatz vom Kern aus durch die Zelle und aus dieser heraus, der sich bei Tinction nach Art von Kernsubstanz färbt. Mir sind solche Dinge an SCHULTZE's Präparaten wie an eigenen bisher nur an macerirten Zupfpräparaten vorgekommen, bei denen mir stets eine Misshandlung des Kerns durch Erweichung und Quetschung annehmbar schien; so sehr auch manchmal die Bilder den Eindruck der Natürlichkeit machen können. [3]) Jedenfalls habe ich in Schnittpräparaten gut gehärteter Molluskengewebe noch nichts der Art angetroffen, ebenso wenig in solchen von Spinalganglien und Centralorganen der Wirbelthiere, obwohl ich darauf besonders achtete.

---

1) An Präparaten von Froschlarven, die PFITZNER mir freundlich demonstrirte, habe ich mich leicht von der Existenz der Fasern im Epithel, die er als Nervenenden beschreibt, und von ihrem freien Aufhören überzeugt. Zusammenhänge dieser Fasern mit Nerven in der Cutis sind zwar an den Objecten, die ich gesehen habe, nicht deutlich erkennbar, aber auch so dürfte man auf die Frage, was denn die betreffenden intraepithelialen Fasern anderes sein sollen als Nerven, schwerlich eine plausible Antwort finden.

2) G. WAGENER (bei Hirudo, Limax, Lymnaeus), ARNOLD, OWSJANNIKOW, SOLBRIG, HANS SCHULTZE, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI, S. 74. Vergl. dessen Abbildungen Fig. 3—7.

3) H. SCHULTZE erklärt die Objecte seiner Figuren selbst für solche Artefacte, mit Ausnahme von Fig. 3 und 4.

IV. Kernsaft.

Für alle übrige, nicht erkennbar geformte Substanz des Zellkerns, die ich früher als Zwischensubstanz des Kerns bezeichnet hatte, nehme ich hier den von R. Hertwig empfohlenen Namen Kernsaft an [1]), da er bereits bei anderen Schriftstellern beliebt geworden und möglichste Gleichartigkeit in der Bezeichnung wünschenswerth ist.

Allerdings ist über Aggregatzustand und Consistenz dieser Masse nichts Sicheres bekannt; es bleibt durchaus möglich, dass der Kernsaft nicht überall oder überhaupt niemals tropfbar flüssig, sondern eine weich-gelatinöse Masse ist, es ist aber zuzugeben, dass man auch eine solche einen Saft nennen kann.

Beim Zerdrücken von Muscheleikernen, frisch in Eierstocksflüssigkeit, kann man aus der Rissstelle der Kernmembran eine blasse wolkige Masse hervorquellen sehen, die anfangs sich von der umgebenden Flüssigkeit absetzt, sehr bald aber sich darin vertheilt und verschwindet. In dieser Masse erkennt man allerdings nicht deutlich einen Unterschied von Kernsträngen (hier ohnehin sehr blass) und Kernsaft; beide können schon gleich bei der Drückung und Sprengung des Kerns mit einander durchquollen sein. Einen besseren Anhalt zur Beurteilung der Consistenz des Kernsaftes geben die sehr grossen, locker-netzigen Kerne der Hautdrüsen von Triton, welche, wie Klein (62 S. 407) fand, bei Compression und beim Zerdrücken deutlich zeigen, dass die Substanz zwischen ihren Gerüstfäden einen erheblich grösseren Brechungsindex besitzt, als Humor aqueus oder ähnliche Flüssigkeiten.

Weiter ist zu berücksichtigen, dass der Kernsaft tingirbar ist, aber allerdings nicht durch solche Färbungen, die sich als reinste Kerntinctionen bezeichnen lassen (Alauncarmin, Anilinfärbung nach Böttcher und Hermann, essigsaure Lösungen von Bismarckbraun, Gentianaviolett, Methylgrün), sondern in solchen Mitteln, die mehr oder weniger auch Fäden der Zellsubstanz, Intercellularsubstanzen u. a. mitfärben (Carmine, Pikrocarmin, Hämatoxylin).[2]) In solchen erhält der Kernsaft einen gleichmässigen, oft recht starken Farbenton, welcher, wie oben näher besprochen wurde, nicht blos auf feinste, an sich unsichtbar bleibende Bälkchen des Kerngerüstes bezogen werden kann.

---

1) Nicht aber den anderen Namen „Kernsubstanz“, den Hertwig für alle geformte Substanz im Kern anwenden wollte. S. unten: Benennungen.

2) Bei letzterem kommt es allerdings auch noch auf die Vorbehandlung an. S. Reagentien.



Diese noch sehr fragmentarischen Kenntnisse lassen jedenfalls so viel schliessen, dass der Kernsaft nicht blos eine wässerige Lösung von Salzen ist und machen es einigermaassen wahrscheinlich, dass er organische Bestandtheile irgend welcher Art enthält, mögen dies nun wirkliche Eiweisskörper oder andere sein, und mögen sie in einem aufgequollenen oder in einem wirklich gelösten Zustand darin vertheilt sein. Bisher lässt sich also nicht entscheiden, ob man den Kernsaft eine wirkliche Flüssigkeit nennen soll.

Für die Annahme irgend einer wirklichen Structur aber in dieser Substanz liegt bisher kein Grund vor. — Es giebt allerdings Reagentienwirkungen und sie kommen häufig genug zur Beobachtung, die an einen sehr dicht und gleichmässig feinkörnigen Bau des Kernsaftes denken lassen könnten. An Härtungspräparaten aus Chrom- und Pikrinsäure, Alkohol, Osmiumsäure findet sich sehr oft, im einen Falle mehr, im anderen weniger deutlich, diese feine Granulirung ausgesprochen; sie unterscheidet sich von den einzelnen, gröberen körnigen Gerinnungen, welche durch die Reagentien im Kern entstehen können [1]), erstens durch ihre Feinheit und Blässe, ferner und besonders dadurch, dass sie sich ganz dicht und gleichmässig durch die Substanz ausbreitet, während jene gröberen an einzelnen Orten, vorwiegend an Gerüstfäden, localisirt sind. Fig. 26, Taf. IIb und Fig. C im Text deuten die Dichtigkeit jener feinen Körnung an [2]). An Osmiumpräparaten ist dieselbe unmittelbar nach der Anfertigung nicht erkennbar (Fig. 29c), der Kerninhalt ausser den Nucleolen erscheint ganz homogen; bei längerem Liegen der Osmiumobjecte macht sich aber auch hier die feine Granulirung bemerklich, wenn auch sehr zart. [3]) An Chrom- und Pikrinpräparaten ist sie deutlicher. Bei Aufhellung mit ätherischem Oel wird sie an manchen Präparaten völlig unsichtbar (Fig. 29a u. a.), die Räume zwischen den Bälkchen erscheinen hier ganz ungekörnt; in einzelnen Fällen ist sie auch so sichtbar.

Nach diesem Verhalten muss es wohl am nächsten liegen, dass diese feine Granulirung des Kernsaftes ein Gerinnungsproduct der Reagentien ist, ähnlich, wie solche im ersten Abschnitt von der Interfilarmasse der Leberzelle erwähnt wurde (Taf. I, Fig. 6, 7); eine Gerinnung, welche nach der gerade vorliegenden Reagentienwirkung, vielleicht auch nach der Vorbeschaffenheit des lebenden Kerns verschieden ausfallen kann, deshalb variirende Bilder bietet und vielfach nicht zur Erscheinung kommt.

---

1) S. oben, siebenzehntes Capitel, erster Abschnitt.

2) In Fig. 26 ist sie noch etwas dichter und gleichmässiger zu denken.

3) Viel blasser, als es in Fig. C im Text bei der Darstellung in Zinkdruck wiederzugeben möglich war.



Es ist dabei noch zu berücksichtigen, dass bei solchen Reagentienwirkungen, wo die feineren Netzbälkchen nicht deutlich hervortreten, deren blasse optische Durchschnittsbilder noch mit in jene zarte Granulirung hineinfallen. Man denke sich beispielsweise an einem Kern, wie Fig. 29a, Taf. IIb, die helle Masse zwischen dem Gerüstwerk in der Art feinkörnig geronnen, dass diese Körnungen etwa den gleichen Brechungsindex erhalten haben wie die Bälkchen selbst. Dann werden diese selbst in ihrer Umgebung nicht sichtbar sein, sondern in der allgemeinen Körnung aufzugehen scheinen, so lange man sie nicht durch separate Färbung hervorgehoben hat.

Schlussbemerkung.

Alle morphologischen und chemischen Kenntnisse vom Zellkern, die wir besitzen und die ich in diesem Abschnitt zusammenzufassen suchte, lassen über seine biologische Bedeutung noch fast vollständig im Dunkeln. Nur der eine Schluss liegt auf der Hand, dass der Kern in der That eine solche Bedeutung haben muss; dafür spricht einfach die Allgemeinheit seines Vorkommens und seine Erhaltung in allen lebenskräftigen Zellen; die Ausnahmen hiervon (s. oben, Cap. 15) stossen diese Regel nicht um.

Die Vermuthungen über die Functionen des Kerns, die man an sein Verhalten bei der Zelltheilung knüpfen kann, sollen im folgenden Abschnitt erwogen werden.

ACHTZEHNTES CAPITEL.

Kurze historische Uebersicht der Literatur des Zellkerns.

(Numerirtes Verzeichniss siehe am Schluss des Buchs).

Die Literatur, die vom Bau des Zellkerns handelt, ist grösstentheils in einer meiner früheren Arbeiten (29, S. 350 ff. und weiter die Literaturverzeichnisse von 30, 31 und 34) zusammen gestellt und besprochen und seitdem in mehreren anderen Schriften (Whitman, s. Lit.-Verz., dritter Abschnitt, Mark, ebenda) behandelt werden.[1]) Dem Zweck dieses Buchs entsprechend, gehe ich sie

1) Bei Strasburger (101) ist die Literaturbesprechung im Wesentlichen auf die Zellbildung und Zelltheilung beschränkt, für diese sehr reichhaltig.

hier noch einmal vollständig, aber summarisch durch und ordne sie möglichst streng nach der Zeitfolge.

Alles, was sich lediglich auf Theilungs- und Vermehrungserscheinungen des Kerns bezieht, findet man in der Literaturbesprechung des dritten Abschnitts.

Aus der botanischen Literatur erlaube ich mir nur das zu erwähnen, was in die thierhistologische unmittelbar eingegriffen hat und die allgemeine Lehre vom Kern betrifft, und verweise übrigens auf die botanischen Handbücher und Zeitschriften.

Ueberblick.

Die Geschichte der Kenntnisse über Morphologie und Lebenserscheinungen des Zellkerns lässt sich bis heute im Wesentlichen nach drei Abschnitten gliedern:

1. Entdeckung des Kerns und alsbald auch der Nucleolen im Laufe der dreissiger Jahre, daran anknüpfend die Versuche von Schleiden und Schwann, eine freie Zellbildung (um den Kern als Grundlage) und freie Kernbildung (mit Grundlage des Kernkörperchens) zu erschliessen.

2. Allmählige Zurückweisung dieser Versuche. Stabilbleiben der Kenntnisse vom Baue des Kerns, ausgenommen dass nach und nach das Vorkommen mehrfacher Nucleolen ermittelt und die Wandabgrenzung (also Bläschennatur) des Kerns, sowie das Vorkommen mehrkerniger Zellen bekannter wurde. Fortdauernde, stets unsichere oder verfehlte Versuche, auf Grund der mehrkernigen Zellen und eingeschnürter Kernformen eine directe Theilung (Zerschnürung, Spaltung) des Kerns nachzuweisen und von ihr, als vorgängigem Process, die Zelltheilung abhängig zu machen. Diese Periode dauert bis Mitte der sechziger Jahre.[1]

3. Von da an: Auffindung von geformten Structuren im Kern noch ausser den Nucleolen (Stränge, Gerüste) und Ermittlung, dass die chemisch charakteristischen Substanzen des Kerns (Nucleinkörper) ganz oder hauptsächlich in diesen Structuren und in den Nucleolen gelagert sind. Zugleich, und zwar anfangs ganz unabhängig von den eben erwähnten Befunden und ohne Kenntniss und Berücksichtigung derselben, Entdeckung der Kernmetamorphose bei der Zelltheilung (Karyokinesis), aber alsbald auch Feststellung, dass die hierbei gebildeten Kerntheilungsfiguren auf Grundlage jener geformten Structuren, einschliesslich Nucleolen, entstehen.

---

1) Eigentlich bis gegen Mitte der siebenziger, da die ersten Angaben, die eine Wendung zu den jetzigen Kenntnissen enthalten (Frommann, 38, 39), bis zu dieser Zeit fast unberücksichtigt blieben.



Seit der Entdeckung des Zellkerns durch ROBERT BROWN [1]) und der alsbaldigen Erkenntniss seines allgemeinen Vorkommens als typischen Theiles der Zelle sind, wie man wohl sagen darf, die Kenntnisse über ihn bis zum vorigen Jahrzehnt nur wenig gefördert worden, und es ist dies so vollständig eine Folge und ein Ausdruck der bis dahin vorhandenen optischen Mittel, Arbeitsmethoden und Anschauungen, dass mit solchem Ausspruch Niemandem ein Unrecht geschieht.

Der Kern galt während jener ganzen Zeit entweder als ein Bläschen mit einer Hülle, einem viscösen Inhalt und einem oder einigen darin suspendirten Kernkörperchen, oder als ein homogener Klumpen einer festeren Substanz innerhalb der Zelle.

Dennoch liegt der erste, dunkle Anfang der Erkenntniss, dass der Zellkern noch andere innere Structurverhältnisse besitzt, schon weit zurück. SCHLEIDEN (96), in der Arbeit die lange berühmt war und jetzt vergessen ist, in welcher die Entdeckung der pflanzlichen Nucleolen enthalten (S. 141 ff.) und zugleich die Zellbildungstheorie aufgestellt ist, an die Niemand mehr glaubt — sagt von dem Pflanzenzellkern: „seine innere Structur ist meist granulös, ohne dass sich jedoch die Körner, aus denen er besteht, scharf von einander abgrenzten" (S. 140). Er hat offenbar eine Andeutung von dem inneren Zusammenhang der Kernstructur richtig gesehen, und seine Abbildungen von Kernen, Fig. 12, 13, auch 14, stellen in denselben ziemlich deutliche Netzwerke dar. [2])

In der reichen histologischen Literatur, die bis gegen Anfang des vorigen Jahrzehnts gefolgt ist und unsere heutige Gewebelehre geschaffen hat, ist über die innere Beschaffenheit des Kerns nicht viel Neues von Bedeutung ermittelt worden. Vielleicht mag in dieser Literatur, die sich ja von anatomischem, physiologischem, pathologischem, botanischem, zoologischem Gebiet zusammensetzt, noch manche Einzelangabe enthalten und mir entgangen sein, welche tiefer in den Bau des Kerns eindringt. Thatsächlich ist aber, dass davon dann nichts in die allgemeine Lehre eindrang. Die oben gekennzeichnete Auffassung, wonach der Kern entweder ein Bläschen mit frei innen suspendirten Nucleolen oder ein compacter Körper war, hat bis zur genannten Zeit in den Lehrbüchern gegolten und gilt für Manche noch heute. Nach KÖLLIKER's Vorgang (63 b) wurde meistens die Auffassung des Kerns als Bläschen acceptirt, wenigstens in dem weitesten Sinne, dass der Kern ein Körper mit festerer peripherer Schicht, weicherem Inhalt und in diesem suspendirten Nucleolen sei. Theilweise wurde diese Anschauung dahin modificirt, dass der Kern diese seine ursprüngliche Beschaffenheit mit einer durch und durch festeren vertauschen könne (s. FREY, II, 36 b, S. 72), STRICKER,

1) Die erste Literatur des Zellkerns s. im Lit.-Verz. zweiter Abschnitt, 14 und 96. C. G. CARUS (16 a) hat 1832, ein Jahr vor dem Erscheinen R. BROWN's betr. Arbeit, die Kerne der Zellen im Keim von Anodonta gesehen und beschrieben (als „helle Flecke"), ist jedoch nicht zur allgemeinen Verwerthung des Fundes gelangt.

2) ROBERT BROWN scheint Derartiges noch nicht erkannt zu haben; in seiner Arbeit, welche die ersten Mittheilungen über den Zellkern bringt (14, 1833), wird dessen Inhalt körnig genannt (S. 511).

102, S. 23, TOLDT, Lehrb. d. Gewebelehre 1877, S. 9), wobei zum Theil die Ausnahmefälle von wirklich verdichteten Kernen (Horn- und Mundepithelien, s. zweiten Abschnitt), zum Theil aber auch reine Reagentienveränderungen (entstellte Kerne der rothen Blutzellen, s. zweiten Abschnitt) oder Bilder zu Grunde gelegt wurden, bei denen durch ungeeignete Essigsäureconcentration o. a. dichte Gerinnung in Kernen erfolgt war; endlich auch richtig beobachtete Bilder solcher frischen Kerne, die wegen ihrer Blässe weder Structur noch Membran zeigen.

Als wichtig für die allgemeine Morphologie des Kerns ist aus dieser Periode die Arbeit v. LA VALETTE ST. GEORGE's, „Ueber den Keimfleck und die Deutung der Eitheile“ (104), hervorzuheben. Wir können uns heute kaum mehr in eine Zeit hineindenken, wo die kundigsten Histologen darüber differirten, ob das Ei eine Zelle, das „Keimbläschen“ ihr Kern, der „Keimfleck“ ihr Nucleolus zu nennen sei oder nicht, obwohl diese Zeit noch nicht gar lange vorbei ist. Wir haben nichts mehr von ihr übrig behalten, als jene alterthümlichen und irreführenden Namen, und werden auch sie hoffentlich bald verlieren. v. LA VALETTE's Aufsatz hat wohl besonders dazu beigetragen, dem Zellencharakter des Eies, dem Kerncharakter des Keimbläschens, dem Nucleoluscharakter des Keimflecks zu ihrem Recht zu verhelfen. Seitdem hat sich so Vieles als Bekräftigung dafür ergeben, dass ich dafür nur auf die sachliche Beschreibung in diesem Abschnitt zu verweisen brauche. — Die Arbeit v. LA VALETTE's enthielt zugleich eine Widerlegung der Behauptung SCHRÖN's (96 b), dass der Nucleolus ein Bläschen im eigentlichen Sinne sei, zeigte aber, dass derselbe kleine Vacuolen enthalten kann (und wohl meistens enthält, s. oben), und dass diese Vacuolen den sogenannten Körnern SCHRÖN's entsprechen. —

Zugleich wurden in dieser Arbeit zuerst Formveränderungen der Nucleolen beschrieben.

Die in STRICKER's Handbuch (1871) kundgegebene Auffassung vom Kern geht dahin, dass es bläschenförmige Kerne, aber auch compacte Kerne gebe, und bewegt sich um alle sonstigen Eigenschaften des Kerns und der Nucleolen mit äusserster Vorsicht. — Wie unsicher noch damals die Begründung von Schlüssen über diese Dinge war, erhellt aus der Angabe bei STRICKER S. 24, dass der Kern des unbefruchteten Eies ein Bläschen mit deutlich darstellbarer Membran, der erste Furchungskern aber ein vollkommen homogener, anscheinend weicher, kugeliger Körper sei. (Vergl. z. B. hier Taf. I, Fig. 18, Kern in einem Eierstocksei, Taf. VII, Fig. 1—4, Kerne während der Befruchtung, Taf. VII, Fig. 5 ff., „erster Furchungskern“ mit deutlicher Innenstructur!)

Seit 1860 haben mehrere Forscher (ARNOLD, 1a, HENSEN, 48a, 48b, FRANKENHÄUSER 36a und Andere) geformte Stränge in Zellkernen, in Verbindung mit den Nucleolen, gesehen und beschrieben. Sie wurden als Nervenfaserenden angesprochen, auf deren Endigung und eventuelle Verbindung mit den Kernkörperchen die betreffenden Untersuchungen gerichtet waren; an Eigenstructuren des Kerns in sich wurde damals nicht gedacht (s. hierfür 34, S. 23).

C. FROMMANN (38, 39) wohl zunächst von derselben Auffassung ausgehend, fand 1865 und in seinen weiteren Arbeiten „Stränge und Fäden“ in Kernen in derartiger Zahl, Vertheilung und Verästelung, dass sie einer solchen Deutung nicht unterworfen werden konnten und dass er sie, als

Erster [1]), als Eigenstructuren des Kerns auffasste. Er verallgemeinerte den Befund, der zunächst am Rückenmark gemacht war, durch ausgedehnte Untersuchung von Bindesubstanzzellen verschiedener Arten und Epithelzellen. — Immerhin sind die Stränge, die er damals darstellte, nur sehr spärliche Bruchstücke der Kerngerüste. FROMMANN beschränkte sie übrigens nicht auf den Raum des Kerns, er liess sie vielfach aus diesem in die Zellsubstanz ziehen, eine Auffassung, die auch in seinen späteren Arbeiten festgehalten wird.

Diese Befunde gelangten zunächst nicht zu allgemeiner Berücksichtigung, wie das 1871 erschienene STRICKER'sche Handbuch und andere Bücher und Schriften jener Zeit zeigen.

N. KLEINENBERG (1872, 63a, S. 41) sah im Kern des Hydraeies den Nucleolus (Keimfleck) von einem grossen Klumpen feinkörniger Masse umgeben, von diesem Stränge zu einer gleichen Schicht an der Kernwand ausgespannt, die Zwischenräume von klarer Flüssigkeit gefüllt (Fig. 12, Taf. II a. a. O.). Er hielt diese Anordnung für einen späteren Reifezustand des Keimbläschens, an jungen Eiern nennt er es ein Bläschen mit deutlich doppelt contourirter Membran, gleichmässig verbreitetem granulirtem Inhalt und einem Keimfleck. — KLEINENBERG ist also der Entdecker geformter Structuren im Kerne des Eies, ausser den Nucleolen, gewesen, hat sie aber nicht als dauernde Structur aufgefasst, sondern als einen mit der Eireifung verknüpften temporären Zustand. An eine Verallgemeinerung des Befundes für den Zellkern überhaupt hat KLEINENBERG damals offenbar nicht gedacht, hierin kommt FROMMANN (s. o.) die Priorität zu.

Die folgenden Arbeiten nahmen zunächst einen anderen Weg.

Das Vorkommen von mehrfachen und vielfachen grösseren oder kleineren Körperchen, anstatt des gewöhnlich angenommenen *einen* Kernkörperchens oder neben ihm, war inzwischen in vielen Fällen bemerkt worden. [2]) EIMER (24a, 22, 1871 und 1872) fand in Wirbelthierkernen verschiedener Arten den grösseren Nucleolus von einer bedeutenden Anzahl kleinerer Körperchen umgeben, die er damals als freiliegende Körnchen auffasste, die aber, nach den Resultaten der späteren Arbeiten, im Wesentlichen offenbar optischen Durchschnitten von Theilen des Kerngerüstes entsprechen. EIMER bildete sich hiernach zunächst die Ansicht vom Bau des Kerns, dass um das Kernkörperchen als Centrum zunächst ein heller Raum [3]), um diesen concentrisch in schalenförmiger Anordnung eine Lage von Körnchen (Körnchenkreis, EIMER) liege, führte die-

1) Die noch früheren Angaben STILLING's (1859) die in **29**, S. 350 besprochen sind, enthalten wohl Manches von der wirklichen Kernstructur, beziehen sich aber zum Theil auf Artefacte. Der Kern wird als von sehr dichten gewundenen Röhrchen (Elementarröhrchen) ausgefüllt dargestellt, die Zeichnung ist offenbar stark schematisirt. STILLING beschreibt dies nur als Eigenschaft der Ganglienzellenkerne, verallgemeinert es nicht.

2) Ich glaubte unterlassen zu dürfen, alle solche Angaben hier zu sammeln. Vergl. KÖLLIKER (**63**b, S. 18 unten); LEYDIG (Lymnaeus stagnalis, **72**, S. 86); s. einiges Historische bei AUERBACH (**8**, I, S. 77, 80).

3) Diese Räume können nichts Anderes sein, als entweder Reflexe vom Nucleolus oder Schrumpfräume, oder beides zugleich (vergl. oben, Nucleolen).



selbe Anschauung in seinen Arbeiten über das Reptilienei (23) aus und beschrieb hier, neben den grösseren Kernkörpern, das Vorkommen massenhafter, sehr kleiner Körnchen.

Kurz darauf (1873) wurde die Arbeit HEITZMANN's über das Protoplasma publicirt (47). Ich bespreche sie erst nach der folgenden, weil diese sich näher an die vorige anschliesst.

AUERBACH (3, 1874) unternahm als erster auf Grund sehr vielfältiger Arbeit eine allgemeine monographische Behandlung des Zellkerns. Seine wesentlichen sachlichen Ergebnisse waren 1) Feststellung der Bläschenform des Zellkerns im Allgemeinen, wenigstens im fertig ausgebildeten Zustand, wobei eine sehr ausgedehnte Prüfung gebräuchlicher Reagentien und ihrer Wirkung auf Zellkerne eingeschlossen war. 2) Die Ermittelung, dass „Körperchen" im Kern vielfach weit zahlreicher zu finden sind, als bis dahin angenommen (Multinucleolarität), und die Verfolgung, dass ihre Zahl physiologischen Schwankungen unterliegt. Zugleich die Auffindung von oftmals unregelmässigen Formen solcher Körperchen gegenüber der bis dahin gültigen Meinung, welche Kernkörperchen im Allgemeinen für rund hielt. — Ferner fand AUERBACH gleich EIMER, ausser den Dingen, die er als eigentliche, grössere Kernkörperchen beschreibt, im Kern vertheilt noch zahlreiche feinere, von ihm sogenannte intermediäre oder Zwischenkörner. Die regelmässigen von EIMER vertretenen Anordnungen im Kern bestätigt er für manche Fälle, gesteht ihnen aber keine Allgemeingültigkeit zu.

Die übrigen Resultate, die AUERBACH verzeichnet, haben einen mehr theoretischen Charakter, denn wenn er zu der Annahme gelangt, dass die Nucleolen ihrer Substanz nach identisch mit dem Protoplasma junger Zellen seien, dass sie als endogen entstandene Tochterzellen betrachtet werden können, dass sie sich durch Selbsttheilung vermehren und dass der Kern ein hohler Brutraum für die Entwickelung dieser jungen Zellenbrut sei, so findet sich dafür doch in seinen Beobachtungen keine hinreichende Begründung. Die beiden ersteren der eben bezeichneten Ansichten sind heute widerlegt; was die dritte betrifft, so kann die Theilung der Nucleolen ebenso gut eine blosse Zerfällung oder Quellungserscheinung sein, als ein Contractionsphänomen, und das vierte Theorem, wenn es sich auch möglicherweise heute mit den Cytozoen GAULE's (45) in gewisser Weise verknüpfen lassen mag, wird doch in der von AUERBACH gewählten Form nicht anzunehmen sein, da kein Grund besteht, einen Nucleolus einerseits, oder ein GAULE'sches Cytozoon andererseits als eine junge Zelle zu betrachten.

Der wesentliche Fortschritt, den ich in AUERBACH's Werk finde, liegt in der objectiv richtigen Erkenntniss von geformten Dingen im Kern — es sind dies seine „intermediären Körner" und zugleich, wie sich nach seinen Abbildungen annehmen lässt, ein guter Theil seiner multiplen Nucleolen — welche noch ausser den schon bekannten, einzelnen Kernkörperchen vorhanden sind. Diese Dinge sind wohl nichts Anderes, als richtig gesehene Theile, optische Bruchstücke, wenn ich so sagen darf, der Kerngerüste, und das Gleiche gilt meist für die Körner der „Körnchenkreise" EIMER's. Insofern sind EIMER und AUERBACH die Wiederentdecker der von FROMMANN gesehenen Structuren gewesen, ohne dessen Angaben zu kennen. Beide aber haben den Zusammenhang dieser Dinge in sich zu Strangwerken oder Gerüsten noch nicht erkannt, son-

dern alle geformte Structur im Kern unter der Gestalt von abgegrenzten Körnern aufgefasst.

Die Anschauungen, welche durch die inzwischen erschienene Arbeit HEITZMANN's (47, 1873) vertreten wurden, sind im ersten Abschnitt, S. 13 und 68 analysirt und besprochen. Was den Bau des Zellkerns betrifft, so hat HEITZMANN an den lebenden Leukocyten von Triton (S. 106 a. a. O.) und Krebs (104—105), sowie (im zweiten Theil der Arbeit) an verschiedenen Reagentienpräparaten, die Structuren im Kern im Wesentlichen völlig richtig gesehen und theilweise auch so dargestellt. Er hat darin geirrt, dass er den Kern für ein blosses Gitter- oder Fachwerk einer Substanz hielt, die mit dem Protoplasma des Zellenleibes gleich, nur verdichtet wäre, dass er die Nucleolen wiederum für die gleiche Substanz mit dem Fachwerk hielt und alle diese Dinge unter dem Namen Protoplasma zusammenfassen wollte. Die Belege für diese Kritik werden durch den gesammten Inhalt meines zweiten Abschnitts geliefert.

Aus den Befunden AUERBACH's (3, zweiter Abschnitt, 1874) über die Eientwickelung bei Nematoden, die sich wesentlich auf die Theilungserscheinungen beziehen, ist hier nur hervorzuheben, dass der Verfasser die Bildung der Tochterkerne frei, nach Auflösung des Mutterkerns, vor sich gehen lässt und dies auch für andere, aber keineswegs für alle Fälle verallgemeinert.

A. BRANDT (10, 1874) beobachtete active Formveränderungen der Kernkörperchen in Eiern von Blatta orientalis.

W. FLEMMING (28, 1875) fand in den Kernen frischer überlebender Najadeneier geformte Structuren, Stränge und klumpige Massen, in denen die Nucleolen suspendirt lagen. Er gab eine nähere Beschreibung derselben und prüfte sie und zugleich die eigenthümlichen Nucleolen dieser Kerne (s. o. bei Nucleolen) auf ihr Verhalten gegen Reagentien. Seine damaligen Tinctionsversuche waren ungenügend, es wurden nicht die geeigneten Fixirungs- und Färbemittel angewandt und deshalb die Tingirbarkeit der Gerüststränge nicht festgestellt, auch liess es der Verfasser noch dahinstehen, ob nicht der grössere Theil der durch Reagentien dargestellten Gerüstwerke Gerinnung sei. An eine Verallgemeinerung des Befundes für andere Kerne hat der Verfasser damals noch nicht gedacht, um so weniger, da ihm die Befunde FROMMANN's und HEITZMANN's zu jener Zeit noch unbekannt waren.

EIMER (21, 1875) sah Formveränderungen der Nucleolen in Fischeiern.

O. HERTWIG (53, 1875) theilte noch im selben Jahre mit FLEMMING (28) den gleichen Befund intranuclearer Netzwerke von den Kernen der Eierstockseier bei Echinodermen mit und bestätigte ihn bei der Maus. Auch HERTWIG war von dem Gedanken, dass es sich dabei um eine allgemeine Structur des Zellkerns handele, noch so weit entfernt, dass er vielmehr gerade um des Besitzes der Netzwerke willen das Keimbläschen des Eies „als ein hoch differenzirtes Kerngebilde" bezeichnete (S. 6 a. a. O.).

Gleichzeitig, und unabhängig von den vorgenannten Arbeiten, veröffentlichte FROMMANN (40, 1875) den Befund faden- und netzförmiger Structuren in den Zellen des Krebsblutes [1]) und brachte sie in Be-

1) In meiner ersten Arbeit über den allgemeinen Bau des Kerns ist versehentlich der elfte statt neunte Band der Jenaischen Zeitschrift citirt (a. a. O. 28 a, 1876, S. 715), der Inhalt der Arbeit aber berücksichtigt.



ziehung zu seinen eigenen früheren (33, 34) und HEITZMANN's Angaben.

Im selben Jahre beschrieb SCHWALBE (98) faden- und netzförmige Structuren in Kernen der Retina-Ganglienzellen in Verbindung mit den Nucleolen und basirte darauf die Anschauung, dass der Kern aus Kernsaft und Nucleolarsubstanz bestehe, welche in seinem Jugendzustand dichter, später lockerer angeordnet und strangförmig vertheilt sei.

STRASBURGER (Zellbildung und Zelltheilung, 1. Auflage 1875, S. 234) hielt noch damals „den Zellkern zur Zeit seiner vollsten Wirksamkeit für aus einer homogenen glashellen Protoplasmamasse gebildet, in der weder Vacuolen noch Kernkörperchen zu beobachten wären." Er glaubte, dass Kernkörperchen erst dann auftreten, „wenn der Zellkern seine Aufgabe grösstentheils vollbracht und nun zur Ruhe kommen sollte." Wahrscheinlich ist hier aber unter „vollster Wirksamkeit" nur die Betheiligung des Kerns bei der Zelltheilung verstanden, da das normale durchgehende Vorkommen von Nucleolen ihm kaum entgangen sein kann. Anderweite Structuren in Zellkernen hat STRASBURGER damals nicht beachtet.

E. VAN BENEDEN (8 a) bestätigte die Gerüste der obigen Beschreibungen aus dem Kern des Säugethiereies und alsbald (8 b) auch bei Asteracanthion. BÜTSCHLI (16, 1876) sah und beschrieb die Strangwerke in Kernen der Blutzellen von Amphibien nach Essigsäurebehandlung.

RICHARD HERTWIG (56, 1876) machte den Versuch, schon nach den damals bestehenden Kenntnissen vom Zellkern eine einheitliche Auffassung der verschiedenen Kernformen zu geben. Diese ging dahin, dass der Kern im Allgemeinen aus zwei Substanzen, „Kernsubstanz und Kernsaft", bestehe; dass die erstere Substanz in den meisten, gewöhnlichen Kernformen durch die Nucleolen, in manchen noch durch eine Substanzschicht an der Kernwand repräsentirt sei; dass es homogene Kernformen gebe, in denen beide Substanzen gleichmässig durcheinander gemischt seien oder nur die eine (Kernsubstanz) allein vorliege; dass die Nucleolen als Hauptlager der Kernsubstanz, wie sie HERTWIG auffasste, auch die physiologisch wesentlichsten Theile des Kerns seien; dass es bei gewissen, aber nicht bei allen Kernformen eine Kernmembran gebe und dass diese mit der vorerwähnten wandständigen Substanzschicht (Rindenschicht H.) auseinander zu halten sei. Von den vorliegenden Befunden über anderweite Structuren im Inneren des Kerns war R. HERTWIG damals nur ein Fall, der des Eizellenkerns, bekannt, und diesen stellte er als einen besondern hin, indem er das Gerüst hier als gleichwerthig mit Zellprotoplasma ansah, welches in den Kern hineingewachsen sei. — Diese Auffassungen, so viel Richtiges in ihnen liegt, sind durch die nachfolgenden Arbeiten nicht bestätigt. Es ist zu berücksichtigen, dass R. HERTWIG bei dem Gedanken, dass die Nucleolen die Hauptträger der Kernfunction seien, wohl grossentheils durch die vorhergegangenen Arbeiten O. HERTWIG's (53) über die Reifung und Befruchtung des Echinodermeneies und durch dessen Hypothese bestimmt worden ist, nach welcher der weibliche Pronucleus des Eies aus dem Kernkörper (Keimfleck) hervorgehen sollte, eine Hypothese, die jetzt nicht mehr gelten kann. Ferner kannte man bis zur Zeit von R. HERTWIG's Aufsatz weder das allgemeine Vorkommen der Kerngerüste, noch die Thatsache, dass die Figuren der Kerntheilung, die sich auf Grundlage dieser entwickeln, an Masse weit grösser sind als die Nucleolen, wodurch es erklärlich ist,

dass er die letzteren mehr, als sie es verdienen, in den Vordergrund stellen konnte.

KIDD (62, 1875) sah Formveränderungen an Nucleolen in Zellen des Mundepithels beim Frosch.

FLEMMING (28a, 1876) stellte sich gleichzeitig nach all den vorher erwähnten Befunden von Kernstructuren die Frage, ob es sich hier um sicher vitale Structuren handelt und ob solche allgemein und im Wesentlichen gleichartig in den Kernen aller thierischen Zellenarten vorkommen. Er untersuchte dafür zunächst die verschiedenen Gewebe der Blasenwand beim lebenden Landsalamander, der wegen der Grösse seiner Kerne gewählt wurde. Jene Frage liess sich nach den Befunden bejahen und der Schluss aufstellen, „dass die Netzwerke der Ausdruck eines gegebenen, allgemeinen Structurverhältnisses des Kerns sind" (S. 706). Er untersuchte ferner die Wirkung der meisten gebräuchlichen Reagentien auf diese Kernstructuren (vergl. hier Cap. 17, erster Abschnitt) und fand, dass die Gerüste, neben den Nucleolen, die besonders tingirbaren Theile im Kern seien. — Der Verfasser hat in dieser Arbeit noch zu viel Werth auf die Bilder gelegt, welche die Chromsalze an Kernen hervorbringen, indem er sie in stärkerem Maass für Natur nahm, als sie es verdienen; auch nahm er damals an, dass die Nucleolen bei Chromkalibehandlung wirklich erhalten und nur verborgen blieben. In beiden Beziehungen hat er sich später eines Besseren belehrt (29, 32b). Auf Grund der ersten Versuche über die Anilinwirkung auf die Kernstructur glaubte er damals, dass die Gerüstknoten anders beschaffen seien als das übrige Gerüst. Auch dies hat er später berichtigt, eine wirklich differente Beschaffenheit gilt nur für die wahren Nucleolen. — AUERBACH's „Zwischenkörnchen" im Kern deutet FLEMMING als optische Durchschnitte von Gerüstbälkchen.

ARNDT (1a, 1876) stellte eine ganz eigene Ansicht über den Bau des Kerns auf, wonach derselbe aus „Kügelchen" und Grundsubstanz constituirt sein sollte. Die Kügelchen sollen nach ARNDT noch aus je einem Inhaltskörperchen und einer Kapselschicht bestehen. Die Grundsubstanz soll stark tingirbar sein, ebenso die Inhaltskörperchen der Kügelchen, nicht aber die Kügelchen in toto. Eine „netzige" Structur im Zellkern erkennt ARNDT zwar an, fasst sie aber so auf, dass das Netz von seiner Grundsubstanz gebildet werde und in seinen Maschen die Kügelchen liegen sollen. — Es ist klar, dass diese Anschauung mit der von mir vertretenen keinerlei Berührungspunkte hat.

AUERBACH (4, 1876, dat. 1875) in einem Aufsatz, der sich hauptsächlich mit den Theilungserscheinungen des Kerns beschäftigt, erkennt die Befunde über Gerüste in Eizellen u. a. an (Nr. 28a war während der Abfassung noch nicht erschienen), hebt die Selbständigkeit der Nucleolen gegenüber den Strängen hervor (a. a. O. S. 11), hält aber für andere Kerne noch daran fest, dass die den Strängen entsprechende Substanz in Körnchenform vertheilt sei.

A. BRANDT (11a, 1876) unternahm in der genannten und weiteren Arbeiten (11b, 12, 13) nochmals, wie es früheren bekannten Anschauungen entsprach, den Kern des Eies, das Keimbläschen, als eine „primäre Zelle" und als Stammmutter sämmtlicher Zellen des späteren Organismus, die Zellsubstanz (Dotter) des Eies als Umlage-

rungsbildung, das ganze Ei als eine „secundäre (complicirte) Zelle" zu deuten. [1])

LANGHANS (70a, 1876) vertrat auf Grund von Bildern, die die absterbenden Kerne der Decidua serotina geben, den Gedanken, dass die bisher beschriebenen reticulirten Structuren in Zellkernen dieser Art nicht vital sein möchten, obwohl er diesen Zweifel nicht bestimmt auf andere Objecte ausdehnte.

FLEMMING (28b, 1877) untersuchte, um ohne jeden Zweifel lebendige Objecte zu haben, Kerne der lebenden Salamanderlarve (Bindesubstanz, Nerven, Leukocyten, rothe Blutzellen), mit und ohne Curarisirung des Thieres. Die Gerüste sind auch in ihnen, wie an der Harnblasenwand, zu sehen. Die Nucleolen ergeben sich auch im lebenbenden Kern als specielle, besonders lichtbrechende, von den Gerüststrängen abgegrenzte Dinge.

EIMER (32, 1877) bestätigt, dass im Kern zusammenhängende Netzwerke oder Gerüste vorkommen und führt, wie früher FLEMMING (28a), die Zwischenkörnchen AUERBACH's im Wesentlichen auf optische Durchschnitte von Gerüstbälkchen zurück. Er hält jedoch an der Bezeichnung „Körnchen" für die früher von ihm selbst beschriebenen Elemente der „Körnchenschale" (s. oben, 24a, 22) fest und stellt diese als grössere Körperchen dar, lässt sie aber mit dem Kernkörperchen durch Fäden in Verbindung sein. Die Existenz und das typische Vorkommen der Körnchenschalen oder -Sphären hält er auch jetzt aufrecht, er beschreibt deren Anordnung in der Art, dass die Nucleolen von einem hellen Raum („Hyaloid") umgeben sind, durch welchen radiäre Verbindungsfäden vom Nucleolus zu den Sphärenkörnern ziehen. Diese Radiärordnung und überhaupt die Configuration der Fadenwerke im Kern stellt er in äusserst regelmässiger Form dar.

E. KLEIN (61, 1878) bestätigte das Vorkommen von Gerüsten, speciell mit Bezug auf die in 28a gegebene Beschreibung an Kernen von Triton. Er stützte sich dabei wesentlich auf Präparate, die mit chromsaurem Kali und Ammonium bereitet waren, und nahm die gleichmässigen feinbalkigen Netze, die durch diese entstehen, für den natürlichen Zustand, wovon sich anfangs auch FLEMMING (28a), sowie EIMER (23) nicht frei gehalten hatten (vergl. oben). KLEIN ging jedoch so weit, auf Grund der Chromsalzpräparate auch die Existenz besonderer Nucleolen zu leugnen und diese lediglich als Knotenpunkte oder Verdickungen in dem Netzwerk zu betrachten, während FLEMMING ihre Besonderheit stets festgehalten hat.

1) Ich weiss nicht, ob BRANDT diese Anschauungsweise noch aufrecht hält, darf aber vermuthen, dass ein Forscher von seiner Kenntniss und Umsicht sie aufgegeben haben wird, nachdem die neueren Erfahrungen über die Theilungserscheinungen von Eiern deutlich gezeigt haben, dass sich die Keimbläschen bei der Theilung durchaus wie Zellkerne verhalten und der Eikörper (Dotter) wie Zellsubstanz. Wenn bis vor Kurzem hier noch besondere Unterschiede zu bestehen schienen, so darf ich wohl auf meine Arbeiten am Echinodermenei (31) verweisen, in denen gezeigt ist, dass sich die Theilung des Eikerns sogar bis auf die Specialitäten der chromatischen Figur ebenso verhält, wie die Theilung des Kerns einer beliebigen Gewebszelle.

Flemming (28c und 29, 1878) legte in specialisirten Arbeiten mit besonderer Rücksicht auf lebende Objecte und im Anschluss an das Studium der Zelltheilungserscheinungen die Lehre vom Bau und den Substanzen des Zellkerns näher dar, welche in Nr. 28a, b angebahnt war und in diesem Buch weiter ausgearbeitet ist.

In den genannten Arbeiten und in 32b kritisirte derselbe mit Bezug auf die obigen Annahmen Klein's, die Wirkung der chromsauren Salze auf den Kern, nach speciell darauf gerichteter Prüfung, und erklärte dieselben in Bezug auf die Kernstructur für stark verändernde Reagentien. In Fortsetzung der Arbeiten von 28a hatte Flemming die meisten der sonstigen gebräuchlichen Reagentien in ihrem Verhalten zum Zellkern, im Vergleich mit dem lebenden Object, controlirt und gefunden, dass besonders Pikrinsäure, Chromsäure, Essig- und andere organische Säuren und Goldchlorid im Ganzen die Kernstructur am treuesten dem Naturzustand, wenn auch vielleicht niemals ganz treu conserviren.

Flemming führte in dieser Arbeit näher aus (vergl. 28a), dass die Gerüste nebst den Nucleolen es sind, die wesentlich die tingirbare Substanz des Kerns enthalten.

Klein hatte vorher die Anwendung der chromsauren Salze und seine daraus gewonnenen Anschauungen über den Bau des Kerns in zwei Publicationen (61a, 61b) vertheidigt, auf welche Flemming's Aufsatz 32b die Antwort enthält.

Prudden (89, 1879) und Schleicher (95, 1879) untersuchten die von Flemming schon geprüften Kerne der lebenden Knorpelzellen bei Amphibien und fanden darin, im Ganzen den Angaben des letzteren entsprechend, Binnenstructuren, für welche Schleicher den Namen Gerüste oder Netze deshalb nicht exact fand, weil sie, wie alle drei Genannten constatirt haben, eine geringe Beweglichkeit in sich besitzen.

Frommann (42, 1879) beschrieb auf Grund einer Nachuntersuchung der Knorpelzellen von Salamandra, deren Kerne im Wesentlichen wie Flemming (29), aber mit einigen Abweichungen. (Nach Frommann soll die Kernmembran durchbrochen sein und sollen Verbindungen der Kernstränge mit Fäden der Zellsubstanz vorkommen.) Aehnliche Angaben machte er (41) über Kerne verschiedener Gewebe bei Froschlarven und die Epidermiskerne von Hühnerembryonen, und stellte (43, 1880) weitere Untersuchungen über vitale und experimentelle Veränderungen der Kerne von Leukocyten und rothen Blutzellen beim Krebs und bei Amphibien an, wobei er für die letzteren Zellenarten, sowie für Rachenepithelien des Frosches, zu der Annahme kernloser Zustände gelangte.

J. Arnold (2, 1879), in einem allgemein gehaltenen Aufsatz, der die bisherige Literatur von Zell- und Kernstructuren betrifft (vergl. Literaturbesprechung im ersten Abschnitt), erkannte die Existenz von feineren Structuren im Kern ausser den Nucleolen (Gerüste, Stränge) als allgemein verbreitetes und wichtiges Vorkommen an, indem er besonders die (damals unter den Pathologen vertretene) Ansicht berichtigte, dass solche Fadenbildungen im Kern lediglich bei der Zelltheilung auftreten sollten. Arnold hebt auch die wichtigen Beziehungen hervor, welche seine früheren Befunde über das Verhalten des indig-schwefelsauren Natrons im lebenden Knorpelgewebe zu diesen Structuren bieten (Ablagerung des Farbstoffes in Körnchen- und Fädenform sowohl im Kern als in der Zellsubstanz).

Flemming (30, 1879, publ. Anfang 1880) definirte die von ihm gebrauchten Benennungen für die Theile des Kerns: Kerngerüst oder = Netzwerk mit Verdickungen (Netzknoten), eigentliche Nucleolen, Kernmembran oder = Wand, und Zwischensubstanz oder Kernsaft. Er proponirte für die „tingirbare Substanz des Kerns" den Namen Chromatin, für die untingirbare Achromatin. Erstere soll nicht identisch sein mit der geformten Kernstructur und den Nucleolen, sondern darin enthalten sein, freilich als die Hauptmasse dieser geformten Theile.

Bei Gelegenheit der Untersuchung von Pflanzenzellentheilungen fand der Verfasser in ruhenden pflanzlichen Kernen gleiche Gerüststructuren, wie sie in Thierzellen vorkommen.

In einer angeschlossenen Untersuchung über Entwickelung der Spermatozoen bei Salamandra fand derselbe, dass die Köpfe der Spermatozoen innerhalb von Zellkernen entstehen, die durch indirecte Kerntheilung erzeugt sind, und dass sie Ansammlungen des gesammten Chromatins dieser Kerne entsprechen.

Der übrige Theil der Arbeit betrifft die Zelltheilungsvorgänge.

Frommann (44, 1880) beschrieb in Pflanzenkernen verschiedener Arten Netzwerke, zum Theil von sehr dichter, engmaschiger und gleichmässiger Form. In Kernen von Cereus sp. fand er vielfach Stärkekörner.

Schmitz (96a, 1880) ermittelte gleichfalls, besonders durch Hämatoxylinfärbung, die er wohl zuerst mit Glück auf Pflanzengewebe angewendet hat, dass chromatische Gerüste und Stränge in pflanzlichen Zellkernen ähnlich wie in thierischen verbreitet vorkommen. Nach seiner Beschreibung sind jedoch die chromatinhaltigen Structuren hier nicht durchweg als zusammenhängende Strangwerke, sondern vielfach auch als isolirte Portionen, Brocken und Körner gelagert. Die Nucleolen fasst er theilweise als blosse Verdichtungen der chromatinhaltigen Körper auf, für andere Fälle erkennt er ihre Sonderbeschaffenheit an. [1])

E. van Beneden (8, 1880) beschrieb in den Kernen der ektodermatischen Zellen von Kaninchenkeimen Stränge und unregelmässig geformte Körper, die er zum Theil Nucleolen nennt; ein zusammenhängendes Gerüst (réseau nucléoplasmique nach van Beneden's Ausdruck S. 59) liess sich nicht beobachten. An Osmium-Pikrocarminpräparaten und Silber-Hämatoxylinpräparaten u. A. fand er im Inneren des Kerns helle, weniger gefärbte Partien, die er als Centralkörper des Kerns (corps médullaires) bezeichnete.

Die kurzen Angaben, welche Strasburger in seiner 3. Aufl. (101, 1880) über den Bau des ruhenden Pflanzenkerns macht (S. 322 a. a. O.), lauten wie folgt: „An dem ruhenden Kern der pflanzlichen Zelle lassen sich im Allgemeinen eine nach aussen und innen, oder nach aussen allein abgegrenzte Wandung und im Inneren freie Körner oder zusammenhängende Netze und ein oder mehrere Kernkörperchen nachweisen. — Die Kernwandung ist nur dann nach innen scharf abgegrenzt, wenn der Kern unzusammenhängende Körner führt, im entgegengesetzten Fall geht sie auf der inneren Seite unmittelbar in das Netzwerk über. Beide Extreme sind durch alle denkbaren Mittelformen verbunden. Die Kern-

1) Ich erlaube mir hierzu die Bemerkung, dass Hämatoxylinfärbungen für sich allein in Bezug auf den ersteren Punkt nicht entscheidend sein können. Vergl. oben Nucleolen.



körperchen fehlen nur selten, oft machen sie die Hauptmasse der Kernsubstanz aus, sie können auch gegen den übrigen Inhalt sehr zurücktreten."

Die Substanz der Kernwandung, Körner und Netze fasst Strasburger als Kernsubstanz zusammen, und stellt sie dem Kernsaft gegenüber.

Strasburger hat sich hiernach jetzt für viele Fälle von dem Vorkommen netz- oder gerüstförmiger Structuren im Kern überzeugt, hält aber für andere Fälle an der Existenz zusammenhangloser Körner fest.[1]) Der obige Wortlaut ergiebt, dass Strasburger die Nucleolen als differente Theile gegenüber der sonstigen Innenstructur des Kerns wohl erkannt hat; er ist aber dabei geblieben, sie durch den Namen „Kernsubstanz" mit der letzteren zu summiren.

Eine Kernwandung nimmt Strasburger nach dem Obigen an, zwischen einem färbbaren und unfärbbaren Theil derselben (Cap. 17, S. 165 ff. oben) unterscheidet er noch nicht.

Flemming (31, 1881) fand bei Untersuchungen über Befruchtung und Theilung des Echinodermeneies, dass der weibliche Pronucleus (Eikern O. Hertwig's) bei Säurewirkung und mit geeigneter Tinction behandelt, in seinem Innern untereinander verbundene Körper und Stränge zeigt, die sich den Structuren anderer Kerne anreihen. Ob wahre Nucleolen darin vorkommen, wurde nicht ermittelt. — Mit Hülfe der homogenen Immersion erkannte der Verfasser an Kernfärbungspräparaten von Salamandra, dass die chromatischen Kerngerüste, zum Mindesten an vielen Kernarten, noch sehr verfeinerte Bälkchenwerke als Fortsetzungen zeigen, deren optische Durchschnitte bei schwächeren optischen Mitteln das Bild hervorbringen, als sei die Zwischensubstanz im Kern fein granulirt. Er berichtigte danach seine frühere Auffassung, nach welcher diese Granulirung sich auf Gerinnungen beziehen liess. Er fand zugleich, dass die Grenzwandung des Kerns, so weit sie tingirbar ist, vielfach unterbrochen erscheint; ob ausserdem eine vollständige achromatische Kernmembran vorkommt, liess er noch unentschieden.

Pfitzner (85, 1881) sprach sich auf Grund besonders verfeinerter Methoden für eine Zusammensetzung der Gerüstfäden im ruhenden Kern aus Körnchen (Chromatinkörnchen) aus. Von dem Vorhandensein einer Kernmembran (Pfitzner meint hier übrigens nur eine chromatische Membran) konnte er sich nicht überzeugen. Die Existenz von chromatischer Substanz auch im Kernsaft (Flemming's frühere Ansicht) nahm er in Abrede (vergl. hierfür auch 31); die Nucleolen liess er ausserhalb des Gerüstes localisirt sein. Für den weiteren Inhalt seiner Arbeit siehe dritten Abschnitt.

F. Johow behandelte in einer Arbeit (59a, 1881), welche sich hauptsächlich mit den Kerntheilungserscheinungen beschäftigt (siehe dritten Abschnitt), das Vorkommen ausgesprochener chromatischer Stranggerüste (auf Grund von Pikrin-Hämatoxylinbehandlung) in Kernen von Chara foetida und anderen Pflanzen.

P. A. Loos (74, 1881) zeigte das Vorkommen von Eiweiss- oder Colloidtropfen, wie sie in der Zellsubstanz erzeugt werden, auch inner-

1) Dass ich letzteres Vorkommen nicht, wie Strasburger a. a. O. angiebt, absolut geleugnet habe, sondern nur unsicher finde, ist oben (s. Cap. 17, S. 111) bemerkt.

halb der Kerne des Epithels der Eileiterdrüsen von Batrachiern u. A.[1]) Diese Kerne fand er genetzt, und zwar gröber wie die Zellsubstanz. Er nimmt nach einer Tüpfelung, die an isolirten Kernmembranen zu sehen war, an, dass dieselben Poren besitzen, und glaubt, dass Kernnetze und Zellnetze durch diese Poren Zusammenhänge besitzen und dass, im Einklang mit Heitzmann, „Kernkörperchen, Kern und Plasmanetz wenig modificirte Theile einer und derselben lebendigen Substanz seien." Es findet sich jedoch in der Arbeit kein positiver Beweis zu Gunsten dieser Ansicht.

Gaule (45, 45a, 1881) fand, dass die von ihm früher entdeckten „Würmchen" oder Cytozoen als Substanzportionen des Zellkerns sich aus diesem lösen und ihn und die Zelle verlassen, und wies Bilder, welche auf das vitale Vorkommen dieses Vorganges schliessen lassen, in lebend fixirten Geweben durch Färbung nach.

Balbiani (5, 1881) entdeckte die eigenthümliche knäuelförmige Anordnung der Kernstructur in den Speicheldrüsenzellen und anderen Zellenarten bei Chironomuslarven, die Querschichtung dieser Stränge und ihre Verbindung mit den Nucleolen. Er spricht die Vermuthung aus, dass ähnliche Anordnungen und Querschichtungen allgemeinere Verbreitung haben mögen. (Näheres Cap. 17, I A, B).

Henle (52, 1881) äusserte Zweifel gegen die vitale Existenz von Fadenwerken im Kern, als einer allgemeinen Structur desselben.

A. Gruber (46, 1882) fand kernlose Individuen von Actinophrys sol, welche sich in Bewegung und Stoffwechsel gleich kernhaltigen verhielten.

G. Retzius (90, 1881), auf Grund von Untersuchungen der Kerne von Triton und seiner Larve und der Rückbildungsformen von Tochterkernen zum Ruhezustand, gelangte gleich Pfitzner (85) zu der Anschauung, dass auch im ruhenden Kern das Chromatin nur in geformten Gerüsttheilen, nicht in der Zwischensubstanz (Kernsaft) enthalten sei. Die Nucleolen hängen nach Retzius' Auffassung stets durch Fortsätze direct mit dem Balkengerüste zusammen und sind eigentlich nur als Ansammlungen der Substanz desselben zu betrachten. Eine besondere Kernmembran nimmt Retzius in Abrede; ebenso eine moleculare Zusammensetzung des Balkengerüstes (Pfitzner). — Näheres über diese Befunde von Retzius ist in Cap. 17, I enthalten.

S. Freud (36c, 1882) beschrieb, ohne Berücksichtigung der gleichen Befunde aus den unter 38—44, 28—32, 53, 95, 89 und anderen citirten Arbeiten, verästelte Stränge und Stäbchen in Nervenzellkernen beim Flusskrebs und bei Squilla mantis und langsame Bewegungen dieser Stränge, die er in überlebenden Zellen beobachtete. Eine Kernmembran konnte er an den betreffenden Objecten nicht beobachten.

Flemming (34) fand in den Kernen der Spinalganglienzellen von Säugethieren die allgemeine Structur, wie sie hier beschrieben ist, und keine Anzeichen von einer Fortsetzung der Kernstränge nach aussen hin.

---

1) Wenigstens glaube ich dies aus dem Wortlaut auf S. 12 ff. und Fig. 6 bei Loos entnehmen zu sollen, bin aber nicht ganz sicher, ob es gemeint ist.

DRITTER ABSCHNITT.

Zelltheilung.

NEUNZEHNTES CAPITEL.

Einleitung.

Lieber würde ich diesem Abschnitt den Titel „Zellvermehrung" gegeben haben, doch dazu ist es noch nicht an der Zeit. Ein solcher Titel würde in sich schliessen, dass wir entweder, ausser der Zelltheilung, noch andere Processe sicher zu nennen vermöchten, vermöge deren Zellen auf der Erde auftreten, oder dass wir solche ausschliessen und sagen könnten, dass die Zelltheilung, jetzt wenigstens, der einzige Weg der Reproduction bleibt.

Zu keinem von beiden ist man berechtigt. Jeder Naturforscher weiss ja, dass eine Generatio spontanea von Zellen oder von andersartigen selbständigen Elementarorganismen bis heute nicht wahrhaft nachgewiesen ist. Jeder unbefangen Urtheilende aber muss auch, wie mir scheint, HAECKEL darin Recht geben, dass die Möglichkeit einer Spontangeneration auch durch die glänzendsten PASTEUR-schen Versuche nicht widerlegt ist, da aller in dieser Beziehung aufgewandte Scharfsinn es nicht erreichen und nicht einmal versuchen konnte, die Bedingungen nachzuahmen, welche die Natur selbst dafür eventuell setzt oder gesetzt hat. Die Annahme einer primären Generatio spontanea von organisirter lebender Substanz scheint mir, ganz im Sinne HAECKEL's, als ein philosophisches Postulat, só lange wenigstens nicht nachgewiesen wird, dass das Leben auf der Erde älter ist als die anorganische Natur; und die Frage wird nicht damit aus der Welt geschafft, dass man sie auf andere Weltkörper zu verlegen sucht.

Da ich es hier nicht mit der Urzeugung, auch nicht mit der Zeugung von Elementarorganismen überhaupt, sondern mit der Ent-

stehung von Zellen solcher Art zu thun habe, wie sie am Schluss des I. Abschnitts definirt wurden, so ist hier nur die Frage zu stellen, ob Zellen dieser Art jetzt in anderer Weise entstehen, als durch Theilung schon vorhandener. Was die Botaniker „Zellbildung" oder „freie Zellbildung" nennen oder nannten, ist bekanntlich nach jetzigen Kenntnissen nichts Anderes, als die Abgrenzung einer gegebenen Protoplasmamasse mit vorhandenen Kernen in Zellterritorien, also nur eine eigenthümliche Form der Zelltheilung.[1]) Weder für den Thierkörper, noch für den Pflanzenkörper, noch im Protistenreich ist irgend ein Fall bekannt, für welchen die Annahme der vollständig freien Entstehung einer Zelle gezeigt oder wahrscheinlich gemacht wäre. Alle gegenwärtige Zellvermehrung lässt sich, so weit wir sehen, ohne Schwierigkeit auf Grund von Zelltheilung erklären.

Man muss demnach sagen, dass der Virchow'sche Satz „omnis cellula e cellula", wenn man ihn nicht auf die Urzeugung ausdehnen will, eine Hypothese von grosser Wahrscheinlichkeit ist.

Eine Hypothese bleibt er trotzdem. Je mehr man sich mit den Geweben beschäftigt, und je vielfältiger die Untersuchungsmethoden für dieselben werden, desto mehr kommt man zur Einsicht, dass wir noch recht wenig von dem wissen, was in ihnen und in ihren Zellen intra vitam geschieht. Wenn Phänomene, wie das Auftreten der Gaule'schen Cytozoen, erst vor wenigen Jahren entdeckt werden konnten, wenn bis zum Jahre 1874 karyokinetische Zelltheilungen jeden Tag und jede Secunde abgelaufen sind, ohne dass ein Mensch etwas von ihren wunderbaren Formen gewusst hat, so würde es meines Erachtens voreilig sein, heute zu behaupten, dass es keine wirkliche freie Zellbildung geben kann. — Es können in lebenden Körpern und es können selbst zwischen Spiegel und Linse unseres eigenen Mikroskops noch viele Dinge geschehen, von denen wir heute keine Ahnung haben.

Da aber bis jetzt Niemand eine freie Zellenentstehung gesehen oder glaublich gemacht hat[2]), und da ich dies ebenso wenig thun

1) Die jetzt geltende Definition der Phytologie für „freie Zellbildung" lautet nach Strasburger: „Diejenige Zellbildung, bei der nicht nach jeder Kerntheilung eine Zellwand zwischen den Tochterkernen gebildet wird, sondern die Zellwände erst nach wiederholt geschehener Kerntheilung nachträglich auftreten." (S. bei Soltwedel, Freie Zellbildung, II, 100, S. 1).

2) Die von einigen Seiten gemachten Versuche, die Neubildung rother Blutkörperchen auf eine Art freier Zellengenese zurückzuführen, konnten nur so lange etwas Plausibles haben, als nicht eine Vermehrung dieser Zellenart durch Theilung auch beim Erwachsenen nachgewiesen war. Nachdem letzteres durch



kann, so habe ich hier mit der Frage nach ihr nichts zu schaffen. Alles aber, was nach ihrer Abrechnung von Zellvermehrungsvorgängen übrig bleibt, fällt unter den Begriff der Zelltheilung; denn die abweichenden Formen derselben, die man seit lange als „Sprossung“ und „endogene Zellbildung“ unterschieden hat, sind, so viel wir überblicken können, ihrem Wesen nach von Zelltheilung nicht principiell, sondern nur in ihrem äusserlichen Habitus verschieden.

Dagegen kennen wir in Bezug auf die inneren Veränderungen, die bei der Theilung vor sich gehen und den Kern der Zelle betreffen, zwei verschiedene Formen. Die eine, und bei Weitem verbreitetste ist die, welche vorläufig als indirecte oder karyokinetische (karyomitotische) Zelltheilung bezeichnet wurde.[1]) Ihr Wesen ist in Kurzem, dass während der Zelltheilung eine Bildung regelmässiger Fadenfiguren im Kern erfolgt. — Die andere, bei welcher die Formerscheinungen am Kern ganz andere sind und sich als passive Zerschnürung des ganzen Kerns auffassen lassen, ist bis jetzt nur bei amoeboiden, stärker mobilen Zellen bekannt; ob sie auch bei anderen vorkommt, ist fraglich.[2]) Sie kann directe Zelltheilung heissen.

---

die ersten Arbeiten von Bizzozero, Neumann u. A. eingeleitet, durch die neueren Forschungen von Rindfleisch und besonders von Bizzozero durchgeführt und die reichliche Theilungsvermehrung der rothen Blutzellen in Knochenmark und Milz zu einer sicheren Thatsache erhoben ist, welche sich leicht bestätigen lässt (s. unten), hat jene Hypothese ihre Motivirung verloren. Sie würde wenigstens, wenn sie sich zur Geltung bringen will, erst nachweisen müssen, dass entweder die Theilungsvermehrung an den genannten Orten nicht ausreicht (was mir aber nicht durchführbar scheint, da ich die Theilungen dort massenhaft finde), oder, dass unter experimentellen oder pathologischem Ausschluss dieser Bildungsstätten, Milz und Knochenmark, dennoch neue rothe Blutkörperchen entstehen, ohne dass Theilungserscheinungen demonstrirbar sind.

1) Ueber die Benennungen und für Vorschläge zu ihrer Verbesserung s. d. betr. Cap. — Hier in der Beschreibung bleibe ich, um den Leser nicht durch neue Namen zu erschrecken, bei den Ausdrücken „indirecte (Flemming) oder karyokinetische (Schleicher) Zelltheilung.“ Die Namen beziehen sich zwar ursprünglich auf die Kerntheilung, können aber im obigen Sinne auf die Zelltheilung übertragen werden.

2) Selbstverständlich ist hiermit die weitere Verbreitung einer directen Kerntheilung ohne Zelltheilung nicht ausgeschlossen. Hierüber wird im betr. Capitel. näher gehandelt.

ZWANZIGSTES CAPITEL.

Indirecte (karyokinetische) Zelltheilung.

Definition.

Ihre allgemeine Definition kann nach heutiger Kenntniss lauten: Theilung eines kernhaltigen[1]) Zellenkörpers in zwei (oder mehr[2]) Theile, bei welcher eine Metamorphose des Kernes erfolgt. Diese besteht in der Bildung einer aus Fäden zusammengesetzten Figur (Kerntheilungsfigur, Kernfigur), von der sich nach jetzigem Stand der Kenntnisse annehmen lässt[3]), dass sie auf Grund der geformten Substanz des Kerns entsteht. Diese Figur enthält zwei Theile: die chromatische Figur, welche das gesammte Chromatin (Nucleinkörper, färbbare Substanz) aus dem Gerüst und den Nucleolen des Kerns in sich ansammelt, und die achromatische Figur, welche viel feinfadiger ist und kein Chromatin führt. Die achromatische Figur wird, im Bereich des Kernraums, in Form eines spindelförmigen oder cylindrischen Fädenbündels zwischen den beiden Theilungspolen der Zelle angeordnet. Die chromatische entsteht gleichfalls im Bereich des Kerns, noch ehe jene ausgesprochen ist, auf Grund des Kerngerüstes und der Nucleolen in Form eines Fadenknäuels (Knäuelform des Mutterkerns), der sich in Segmente zerlegt; diese Fädenabschnitte[4]) ordnen sich zunächst zu einer Gruppe im Centrum der Zelle, an der Mitte des achromatischen Fädenbündels gelegen und dieses umfassend, und sondern sich[5]) in zwei an Zahl gleiche oder ungefähr gleiche Gruppen; diese

---

1) Ueber physiologische Theilungen kernloser Zellen in complicirten Thier- und Pflanzenkörpern ist nichts bekannt. Die Theilungen der kernlosen Moneren gehören natürlich nicht unter den Begriff der indirecten Zelltheilung.

2) Das Gewöhnliche ist entschieden die Zweitheilung. Theilungen einer Zelle unter Karyokinese in drei und mehr Zellen habe ich noch nicht gesehen, sie sind aber von Anderen (Eberth, Martin) beschrieben, s. unten.

3) Nach Strasburger's Hypothese, welche hier nicht widerlegt, aber auch nicht gestützt werden kann (s. u.), entsteht der achromatische Theil der Kernfigur nicht auf Grund von Substanz des Kerns, sondern stammt aus dem Zellkörper.

4) Von anderen Untersuchern, besonders von Strasburger, wurde vertreten, dass bei manchen Zellenarten die Elemente der chromatischen Figuren nicht Fäden, sondern Körner von runder oder anderer Form sind.

5) Nach Strasburger's Ansicht würde diese Sonderung einer Continuitätstrennung im Aequator entsprechen, was ich für alle genauer untersuchten Objecte nicht zugeben kann (s. in diesem Capitel u. f.).

Gruppen verschieben sich an dem achromatischen Fädenbündel entlang gegen die Theilungsaxe zu und repräsentiren die chromatische Substanz je eines Tochterkerns.

Zur Erläuterung hierfür und für das Folgende können die Schemata auf Tafel VIII dienen.

Jedenfalls bei der Mehrheit der bis jetzt genauer geprüften Zellenarten, vielleicht überall, ist in der Formation der chromatischen Figur eine regelmässige Reihenfolge ausgesprochen: die centrale Gruppirung der chromatischen Figur, vor der Scheidung in die Tochterhälften, zeigt eine mehr oder weniger ausgesprochene radiäre Anordnung, deren Centrum etwa dem Mittelpunkt der Theilungsaxe entspricht (Sternform des Mutterkerns), und in welcher die Fadensegmente, in der Form von Schleifen, ihre Winkel nach diesem Centrum oder doch gegen die Aequatorialebene, die freien Enden von ihm abwenden. Es folgt eine Form, in welcher die Winkel nach den Polen zu und die freien Enden gegen den Aequator zugekehrt werden, und die ganze chromatische Figur eine nach der Aequatorialebene (mehr oder weniger) abgeflachte Gestalt zeigt (Aequatorialplatte, Metakinese). Aus dieser Form sondern sich, als ihre Halbportionen, die chromatischen Tochterfiguren und halten während ihres Auseinanderrückens und zunächst nach dem Anlangen auf ihrer definitiven Stelle eine Anordnung ein, in welcher ihre Fäden als Radien zu den Polen centrirt stehen, die Winkel ihrer Schleifen gegen je einen Pol sehen, die freien Enden gegen den Aequator (mehr oder weniger) divergiren: Sternform der Tochterkerne. Aus dieser Form geht eine Knäuelanordnung ihrer Fäden hervor: Knäuelform der Tochterkerne. Aus diesen Knäueln bildet sich [1]) das unregelmässig angeordnete Gerüst des ruhenden Tochterkerns, in dem nachträglich Nucleolen auftreten.

Es lässt sich hiernach für die Formenfolge der chromatischen Figur folgendes einfache, früher von mir aufgestellte (I, 27, 28) Schema geben, welches die Anordnungsform der chromatinhaltigen Substanz im ruhenden und in Theilung befindlichen Zellkern ausdrückt:

Mutterkern.		Tochterkerne.
Gerüst (Ruhe).		Gerüst (Ruhe).
↓ Knäuelform. (Spirem)*	*) [σπείρημα, das Gewundene.]	Knäuelform. (Dispirem). ↑
↓ Sternform. (Aster).		Sternform. (Dyaster). ↑
→	Aequatorialplatte. (Metakinesis).	→

1) Bei manchen Zellenarten, besonders pflanzlichen, geschieht dies nach vorheriger sehr starker Verengerung des Fadenknäuels bis zur Berührung der

Ob dieses Schema ganz in gleicher Form für alle Fälle indirecter Zelltheilung gilt, ist zwar nicht erwiesen und lässt sich bezweifeln.[1]) Dasselbe trifft aber für so viele und verschiedene Zellenarten[2]) zu, dass es in einer Definition der wesentlichen allgemeinen Charactere indirecter Zelltheilung auch ohnedem einen Platz zu verdienen scheint.

Während am Kern die erwähnten Processe ablaufen, spricht sich in der Zellsubstanz eine anderweitige regelmässige Formerscheinung aus: die Anlage der Theilungspole und eine radiäre Anordnung im Zellkörper, welche zu den Polen centrirt steht und schon vorliegt, wenn die Knäuelform der Kernfigur eben erst in der Bildung ist.[3])

I.

Indirecte Zelltheilung bei Wirbelthieren.

A. *Amphibien.*

Einleitende Bemerkungen.

Die Beschreibung des Processes, wie er bei Amphibien verläuft, wird hier deshalb vorangestellt, besonders genau beschrieben und damit gewissermassen dem Nachfolgenden zu Grunde gelegt, weil die Amphibienzellen, namentlich die der Urodelen, bis jetzt von allen Objecten den genauesten Einblick in die Formverhältnisse der Theilungsfiguren gewährt haben. Die günstigen Eigenschaften dieser Zellen liegen theils in ihrer Grösse und der relativen Grösse ihrer Kerne, theils in der hier geringen Zahl der chromatischen Segmente (Schleifen), die einen leichteren Durchblick gestatten wie bei manchen pflanzlichen Zellen (z. B. Liliaceen), deren Kerngrösse bedeutender sein kann wie selbst bei Salamandra, wo aber die grosse Menge der Segmente die Beobachtung erschwert. Die achromatischen Fi-

---

Fäden; für dieses Stadium wurde von Strasburger und anderen Forschern eine Verschmelzung der Fäden zu einer homogenen Masse angenommen, welche ich für die betreffenden Zellenarten nicht leugnen, aber auch nicht bewiesen finden kann.

1) Vergl. die obigen Anmerkungen. Näheres unten.

2) Darunter Zellen von Wirbelthieren, Wirbellosen, Pflanzen.

3) Diese Strahlungen (Astern [Fol], Radiensysteme [Flemming]) sind bis jetzt zwar, ausser am Ei und seinen anfänglichen Furchungszellen, sowie im dreiblätterigen Stadium bei Säugethieren (van Beneden) (13), nur bei Gewebszellen von Salamandra von mir (33, 34), in einigen Fällen beim Frosch von Schleicher (118) und in neuerer Zeit an Hodenzellen von Raupen von Mayzel (97) gesehen; ich glaube aber schon hiernach nicht zu weit zu gehen, wenn ich sie für ein allgemeines Phänomen der Zelltheilung halte.

guren sind zwar bei Amphibien, und gerade besonders bei Urodelen, relativ viel kleiner und schwerer studirbar wie bei vielen Pflanzen und Eiern Wirbelloser, doch es ist mir jetzt gelungen, ihre wesentlichen Formverhältnisse auch dort allgemein festzustellen; das Gleiche gilt für die Strahlungen in der Zellsubstanz, für deren Studium freilich die Eier, so weit sich sehen lässt, wohl stets die vorzüglichsten Objecte bleiben werden.

Ein weiterer Grund für die Voranstellung und besondere Berücksichtigung der Amphibien liegt darin, dass die Verhältnisse der Zelltheilung bei Säugethieren und andern Wirbelthierklassen, soweit sich bis jetzt erkennen lässt, bis in die Einzelheiten ganz die gleichen zu sein scheinen wie bei jenen, und dass für Wirbellose und sicher auch für manche pflanzliche Objecte, abgesehen von mehr äusserlichen Abweichungen, das Gleiche gelten kann.

Meine nächste Beschreibung bezieht sich auf Salamandra maculosa und ihre Kerne, unter Hinzuziehung von Triton, da über diese beiden die Beobachtungen am weitesten reichen. An Krötenlarven und erwachsenen Batrachiern habe ich seither weitere Vergleichungen gemacht, die mir die Ueberzeugung beibrachten, dass die Zelltheilung bei ihnen gegenüber den Urodelen keine erwähnenswerthen Abweichungen zeigt; abgesehen vielleicht von der einzigen, dass bei den Batrachiern im Durchschnitt die achromatischen Figuren relativ etwas mehr, die chromatischen weniger Masse haben als bei Urodelen. Dafür sind aber die Elemente überhaupt schon viel kleiner als bei diesen. Ich habe mich also mit specieller Untersuchung der letzteren nicht aufgehalten.

Dagegen habe ich in den letzten Jahren, mit Hülfe der neuen optischen Mittel und unter Abänderung der Behandlung, an der Salamanderlarve fortwährend weiter gearbeitet. Es wurde dabei zwar das Wesentliche stets ebenso gefunden, wie es meiner früheren Beschreibung (33—38) entspricht; wie denn auch Retzius (113) bei Triton die letztere in allen Hauptpunkten bestätigt gefunden hat. Aber in Einigem habe ich meine frühere Darstellung zu verbessern, in Manchem, namentlich in Bezug auf die achromatische Figur und die Verhältnisse der Zellsubstanz, bin ich jetzt erheblich weiter gekommen, ich hatte ferner die inzwischen mitgetheilten Befunde von Pfitzner (108) und Retzius (113) heranzuziehen und gebe deshalb die Beschreibung hier besser nicht in der Form einer Wiederholung mit Zusätzen, sondern in der einer Neubearbeitung.

Ueber das Untersuchungsverfahren [1]) sei vorweg bemerkt, dass

---

1) Die Technik und die Vorsichtsmaassregeln, die bei Untersuchung der lebenden Larve und Harnblase von Salamandra zu empfehlen sind, finden sich

ich zunächst die lebendige Zelltheilung vielfach wieder verfolgte, so dass ich jetzt im Ganzen etwa 40 Theilungen ganz oder aus zwei Hälften combinirt[1]) habe ablaufen sehen. Hierbei hat sich Neues zwar nicht über die Kernfiguren, wohl aber über die Anordnungen der Zellsubstanz ergeben, die während der Theilung auftreten. Dagegen hat mir die Fixirung durch Gemische von Essig- und Chromsäure näheren Einblick in die Entstehung der achromatischen Figuren gegeben; die Osmium-Essig-Chromgemische haben mir Conservationen der chromatischen Kernfiguren von bisher unerreichter Vollkommenheit geliefert und zugleich die Gesammtveränderung der Zellsubstanz in den sich theilenden Zellen dargethan; beide Methoden zusammen haben dann sehr deutlich die Veränderungen im Zellkörper verfolgen lassen, welche, wie eben erwähnt, auch schon lebend erkennbar sind.

Alles, worin meine frühere Beschreibung keine Zusätze zu erfahren braucht, werde ich hier zwar vollständig, aber in gedrängter Form geben, die Punkte, in denen Neues hinzukommt oder die seitherige Literatur Berücksichtigung erheischt, ausführlicher behandeln.

Die Eintheilung des Zelltheilungsverlaufs in zeitliche Abschnitte oder Phasen behalte ich in der vereinfachten Form bei, in der sie im II. Theil betreffender Untersuchungen (36) formulirt sind.

Diese Eintheilung bezieht sich ja allerdings nur auf die Erscheinungsformen der chromatischen Figur des Kerns, und wir wissen noch keineswegs, ob und inwiefern die Substanz gerade dieser Figur für die Physik der Zelltheilung besonders wichtig und maassgebend sein mag. Ob sie dies aber ist oder nicht, immerhin bleibt die chromatische Kernfigur bei den Theilungen der meisten Thierzellenarten die am meisten auffallende, am leichtesten kenntliche Formerscheinung und zeigt während der Zelltheilung einen so typischen, stets wiederkehrenden Formwechsel, dass sie sich von selbst als Grundlage für die zeitliche Uebersicht des Theilungsvorganges empfiehlt.

Es sollen aber hier für jede der Phasen nicht blos diejenigen Erscheinungen hervorgehoben werden, welche die Kernfigur betreffen, sondern zugleich alle, welche zu der betreffenden Zeit am und im Körper der Zelle zu erkennen sind. Hierbei wird hier und da ein Seitenblick auf andere Objecte nöthig sein.

---

näher angegeben in II, 28a und III, 34, S. 305 ff., worauf ich verweisen darf, da Veränderungen der Behandlung sich nicht als nöthig ergaben. Einiges über Reagentienanwendung s. u. im betr. Capitel.

1) Vergl. 34, S, 363.

1. Phase: Theilungsanfang. Anlage der Pole. Knäuelform der Kernfigur, Spirem.

Die ersten auf die Theilung bezüglichen, wahrnehmbaren Veränderungen bestehen in der Differenzirung zweier Stellen in der Zellsubstanz, nahe am Umfang des Kerns und einander gegenüber gelegen, der Pole, und in der Umordnung der chromatischen Substanz des Kerns, welche in der Ruhe in einem unregelmässigen Gerüst angeordnet war, zu einem Fadenknäuel von gleicher Dicke und ungefähr gleichen Windungsdistanzen.

Die erste und vorzüglich wichtige dieser Erscheinungen, die Anlage der Pole, lässt sich im Leben bei den Gewebszellen der Amphibien (und überhaupt bei den meisten thierischen und pflanzlichen Zellen) nur an ihren Folgen wahrnehmen; wo Körner in der Zellsubstanz vorhanden sind, werden diese zu zwei Gruppen zusammengeschoben, die ungefähr zu den Polen centrirt sind. Früher habe ich erwähnt (34, S. 373, Fig. 6, Taf. 16), dass ich in einzelnen Fällen eine radiäre Anordnung in diesen Polkörnergruppen erkennen konnte. Dies ist mir nun seitdem so vielfach gelungen, dass ich nicht anstehe, die radiäre Anordnung für ganz typisch zu halten. Bei meinen ersten Arbeiten hatte ich mich nämlich vorwiegend an pigmentlose Epithelien mit ungefärbten Körnern (Lecithin oder ähnliche Substanzen) gehalten; solche Körnereinschlüsse trifft man aber nicht oft, nur bei jüngeren Larven in reichlicher Menge, daher meine früheren spärlichen Erfolge in dieser Hinsicht. Seitdem habe ich mein Augenmerk wieder auf die pigmentirten Epithelzellen gerichtet. Früher glaubte ich, dass das Pigment nicht in die polare Gruppirung eingehe (a. a. O. S. 373), weil an sehr stark pigmentirten Epithelien in der That auch während der Theilung Farbstoffkörner so dicht durch die ganze Zelle vertheilt bleiben, dass Polaranordnungen nicht zu erkennen sind. Wenn man sich aber Zellen mit Pigmentgehalt mittleren Grades aufsucht, so wird es gerade hier sehr deutlich, dass solche Ansammlungen auch hier nicht fehlen (Fig. H); nur ist es niemals die gesammte Pigmentkörnermasse, welche in diese Gruppen zusammenrückt es bleibt immer ein Theil verstreut auch im Mitteltheil der Zelle gelagert, und wo der Farbstoffgehalt sehr gross, werden eben dadurch jene Polansammlungen undeutlich; wo er sehr klein ist, geschieht wiederum dasselbe, weil die radiären Körnerreihen dann durchbrochen und unvollständig sind.

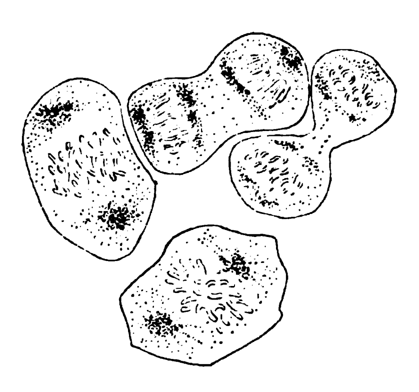
Bei Eizellen findet dieselbe Gruppirung einen viel deutlicheren Ausdruck in den lange bekannten Asteren oder Radiensystemen. Hier lässt sich auch erkennen[1]), dass nicht blos eine radiäre Anordnung

1) H. Fol, 48 und in anderen Arbeiten. Meine Angaben 88, S. 31.

der Dotterkörner, sondern eine dafür conforme zeitweilige Radiäranordnung des Protoplasma vorliegt (vgl. unten Eizellen).

Dass bei thierischen Gewebszellen in der That ein ganz gleichartiges Verhalten vorhanden ist, obwohl man es bisher in diesen Stadien nicht erkennen kann, wird annehmbar aus den Befunden, die ich gleich unten mittheile (s. Phase 2, Fig. 37—45, Taf. IIIb); im folgenden Stadium kann man auch hier die Pole selbst erkennen und sieht eine radiäre Strahlung von ihnen in den Zellkörper hinausgehen. Wenn diese Erscheinung auch mit den bisherigen Mitteln in der Phase 1 noch nicht festzustellen ist, so halte ich doch dafür, dass sie schon dann existirt, besonders nach Analogie des Verhaltens bei Eizellen, wo ich sehen konnte (83, Taf. II, Fig. 16, 17), dass die polare Strahlenbildung schon zu einer Zeit in Ausbildung ist, zu welcher noch keine eigentliche Knäuelanordnung im Kern erscheint.

Fig. H.



Epithelzellen an der Schwanzflosse einer lebenden Salamanderlarve, ziemlich stark pigmentirt, Epithel sehr reich an Zelltheilungen. Mit schwächerer Vergrösserung skizzirt.

Oben drei nebeneinander liegende Zellen, alle in Theilung; unten eine etwas entferntere herangezeichnet.

Die feinen Pünktchen stellen das reichliche schwarzbraune, feinkörnige Pigment in den Epithelzellen dar.

In zweien derselben (unten: Muttersternform, links: Aequatorialplatte, vergl. Taf. VI, f, g) sind die Pigmentkörner in der Zellsubstanz auf das Deutlichste in radiärer Anordnung. So überall in diesen Phasen. Vergl. die Figuren auf Taf. III. für die Radiärstructur im Zellkörper.

In den beiden andern Zellen (Tochtersterne und Tochterknäuel) sind die Körnchen zu zwei flachen Gruppen, je äquatorial und polar von einer Kernfigur, geordnet; bei dieser Ansicht (Kante) erscheinen sie nicht radiär.

Natürlich enthält der Ausdruck „Anlage der Pole“ keinerlei morphologische Definition. Er soll nur bezeichnen, dass eine dicentrische Anordnung[1]) innerhalb der Zellsubstanz sichtbar Platz gegriffen hat. Bei den Eizellen sind übrigens die Pole, ausser durch die Strahlung, auch sichtbar gekennzeichnet als Stellen, welche von Dotterkörnern frei werden. Ob bereits zu dieser Zeit eine materielle Differenzirung im Centrum dieser hellen Polstellen (Polarkörperchen) existirt, wie es später der Fall ist, lässt sich auch für Eizellen noch nicht sagen.

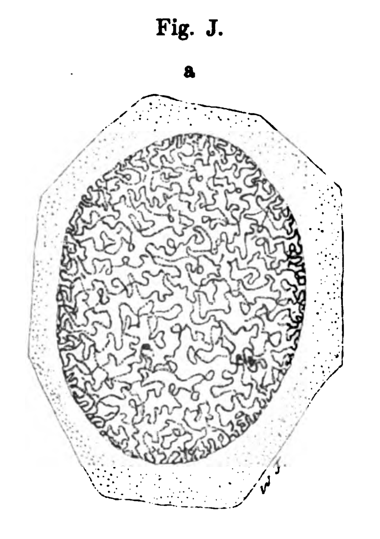
Auffallend ist es nun, dass die erste Veränderung im Zellkern, die Knäuelbildung, welche alsbald nach dem Auftreten

1) 84, S. 372 ff.

der Pole und Strahlungen, oder vielleicht schon gleichzeitig mit ihm eingeleitet wird, so gar keine formelle Anknüpfung an jene Erscheinung erkennen lässt.

Denn es ist zunächst nicht eine Spur von einer dicentrischen Disposition zu finden in dem, was jetzt im Kern vor sich geht. Die chromatinhaltige Substanz des Kerns ordnet sich langsam zu einem Fadenknäuel, mit etwa gleichen Windungsabständen, indem in dem unregelmässig geformten Stranggerüst des ruhenden Kerns (a b Fig. 31, Taf. III a) die dünneren Fädenstrecken sich allmählich verdicken, dafür die dickeren Knoten des Gerüstes sich vertheilen, und die Nucleolen sich nach und nach deconstituiren und ihr Chromatin in den Knäuel abgeben.

Fig. J.



Epithelkern von der Mundbodenplatte des Kiemengerüstes, Salamanderlarve, im Anfang der Theilung. Enge Knäuelform. Zwei Nucleolenreste noch erhalten.

In den Anfangsstadien der Knäuelbildung, wo schon deutlich die Gleichmässigkeit der Fädendicke und der Windungsdistanzen sich bemerkbar macht (Fig. J hier, Fig. 31, Taf. III a), sind auch bei Amphibienzellen übrigens die Nucleolen noch vorhanden, wenn auch meist schon verkleinert; sie schwinden hier aber rascher als bei anderen Objecten, so besonders vielen Pflanzenzellen (siehe Fig. 32, Taf. III a), wo sie sich bis in die späteren Stadien der Knäuelform erhalten können.

Die Anordnung des Fadenknäuels zeigt in den Anfangsformen (Fig. 31, Taf. III b) noch vielfach schärfere winklige Knickungen, wie solche an den Bälkchen des ruhenden Kernnetzwerks die Regel sind. Je weiter aber der Process gedeiht, desto mehr gleichen sich diese Knickungen zu welligen Biegungen aus, die schliesslich durchweg vorkommen; bei manchen Exemplaren (wie Fig. J) tritt dies früher ein wie bei anderen (31 b), wo die Fäden auch noch in recht lockeren Knäueln geknickte Verläufe zeigen. Nach und nach werden die Windungsabstände des Knäuels immer gleichmässiger und zugleich grösser, dadurch der Knäuel lockerer, seine Fäden dicker.

In geeignet liegenden Zellen des lebendigen Larvenschwanzes oder Kiemenblattes kann man in Knäueln von mittlerer Dichtigkeit (Fig. 19, Taf. II a, mittlere Zelle) bereits die Windungen auf ziem-

liche Strecken verfolgen, doch ist die Blässe zu gross, um dies durch den ganzen Knäuel zu gestatten.[1]) In den allerersten Anfängen (vgl. 34, Fig. 1, Taf. XVI) lassen sich bei der Dichtigkeit der Windungen im Leben solche überhaupt nicht erkennen, der Knäuel erscheint wie matt granulirt. Alle geeigneten Reagentien zeigen aber auf das Klarste, was ich von Anfang an vertrat, dass gleich von Anfang an eine Umordnung des ruhenden Kerngerüstes zu Fäden stattfindet, und dass es hier keine Stadien giebt, in welchen die Figur aus Körnern bestände, wie dies von Anderen behauptet worden ist. Dieser Anschein beruht auf Täuschung, durch die Dichtigkeit der Windungen oder durch ungenügende Untersuchungsmittel veranlasst.

Denn wenn man eine solche scheinbar körnige, lebende Form mit Chromsäure oder Pikrinsäure fixirt, das Präparat scharf färbt und aufhellt, so ergiebt sich mit Oelimmersion und ohne Blendung ein Bild wie Fig. J.

Die Bewegungen, die der enge feinfadige Knäuel durchmacht, um sich zu dem lockeren, dickfadigen zu verwandeln, sind so langsam, dass sie sich bei der Betrachtung der lebenden Figur nicht verfolgen lassen; vom engen zum groben Knäuel (Fig. J bis zu Formen, wie Fig. 32 u. 34) dauert es selten weniger als eine halbe Stunde, oft viel länger. Dieselbe Langsamkeit characterisirt — bei Salamandra wenigstens — auch die Formveränderungen in den folgenden Phasen, was ich hier gleich für diese insgesammt bemerkt haben will. Wenn wir also den Process „Kinese“ nennen, so ist dabei festzuhalten, dass die Bewegungen der Kernfäden dort nur sehr träge verlaufen, viel träger, als meistens die von amoeboiden Zellen. Doch scheinen sie bei anderen Objecten etwas mehr Lebhaftigkeit entfalten zu können; ich verweise dafür auf die Beschreibung SCHLEICHER's von der Knorpelzellentheilung bei anuren Amphibien (117, 118).

In gröberen und mehr lockeren Knäueln sieht man immer deutlicher, dass eine Segmentirung des Gewindes in Längsabschnitte vor sich geht. Wann dieselbe beginnt, ob dies überhaupt an irgend einem bestimmten Zeitpunkt gebunden ist, und ob von Anfang an die Stellen dafür irgendwie präformirt waren, ist in den engen Anfangsknäueln, wie Fig. J, nicht zu erkennen.

Auch nach vollendeter Segmentirung in gleiche Längsstücke hat die gesammte Kernfigur noch zunächst ganz die Totalform des ruhenden Kerns, Fig. 31—35, Taf. IIIa. Besonders deutlich ist dies bei Säugethierkernen (Fig. 33) und überhaupt solchen, wo die Fadensegmente sehr kurz sind.

---

1) Deshalb sind in der Zeichnung Fig. 19 anscheinende Unterbrechungen gelassen, die für dieses Stadium noch nicht existiren, oder doch nur sehr vereinzelt zu finden sind.

Dass sich übrigens die Segmentirung theilweise auch bis in die folgenden Stadien verzögern kann, wird im Folgenden erläutert werden.

In den etwas gelockerten Knäueln, mit ersten deutlichen Segmentirungsstellen, finde ich auch die ersten sicheren Bilder von Längsspaltung der Fäden (vergl. Fig. K, S. 204).

Die achromatische Kernmembran ist in den lockeren Knäueln aufs Deutlichste sichtbar, und besser erkennbar als an ruhenden Kernen; sie scheint an Dicke etwas gegen den Ruhezustand zugenommen zu haben (Fig. 33, 34, 35).

Im Vorstehenden ist meinen früheren Angaben über die erste Entstehung der Kernfigur (33, 34) nichts wesentlich Neues hinzugesetzt. Nach den früheren Darstellungen SCHLEICHER's, PEREMESCHKO's und Anderer sollte bei Triton und Batrachiern zunächst die Bildung von Körnern im Kern, dann von Fäden eintreten, welche letzteren nach PEREMESCHKO auch noch in viel späteren Stadien mit Körnern untermischt sein sollten. Dem gegenüber hat RETZIUS (S. 114 a. a. O.) auch für Triton (PEREMESCHKO's Object) festgestellt, dass die Verhältnisse der Knäuelbildung hier die gleichen sind, wie ich sie von Salamandra darstellte.

Mit den folgenden Punkten habe ich nun die früheren Befunde über diese Anfangsstadien zu ergänzen und zu erweitern.

1. Nachdem ich die homogene Immersion und das Farbenbild des Beleuchtungsapparats zur Untersuchung des Kerns herangezogen habe, bin ich zur Einsicht gekommen, dass die Existenz einer färbbaren Zwischensubstanz des ruhenden Kerns sich nicht behaupten lässt.[1]) Denn wenn man mit schwächeren Systemen oder schwächerer Beleuchtung im gefärbten ruhenden Kern ein ziemlich grobes stark tingirtes Gerüst, und dazwischen eine gleichmässig schwächer gefärbte Substanz zu sehen glaubt, so lässt das Farbenbild in dieser Zwischensubstanz ein Netz feinerer gefärbter Bälkchen hervortreten (s. Fig. 81, 82, Taf. V hier), und zeigt die Räume zwischen diesen, wenigstens bei recht plattgeformten Kernen, farblos, auch wenn intensive Kerntinctionen angewendet sind.[2])

Hiernach brauche ich natürlich nicht mehr bei der Annahme zu bleiben, die nach dem früheren Befunde geboten schien; dass färbbare Substanz in der Kernruhe gleichmässig in der Zwischensubstanz des Kerns (Kernsaft) vertheilt, während der Kinese in die Fäden aufgenommen würde. Es lässt sich statt dessen annehmen,

1) Vergl. zweiten Abschnitt, Cap. 17, I, S. 130, sowie 38, S. 52.

2) Den gleichen Befund hat unabhängig von mir auch PFITZNER gemacht und mitgetheilt (108), und RETZIUS (113) bestätigt.



dass das Chromatin überhaupt allein in geformten Theilen des Kerninneren, also im Kerngerüst und den Nucleolen angehäuft liegen mag, und dass also auch nur aus diesen Theilen die chromatische Figur hervorgeht. [1])

2. PFITZNER (108) hat in neuerer Zeit bei Salamandra gefunden, dass die chromatischen Fäden aus Körnchen zusammengesetzt sind; nachdem schon früher BALBIANI (8) bei Sthenobothrus pratorum dieselbe Beobachtung gemacht hatte. Mit Hülfe der verbesserten optischen Mittel habe ich alsbald nach der Mittheilung PFITZNER's seine Angabe bestätigen können. Ich sehe schon in den ersten Knäuelstadien an gut conservirten Reagentienpräparaten die Fäden durchweg feinkörnig. Am deutlichsten ergiebt es sich mir an Präparaten, die mit dem Osmium-Essig-Chromsäuregemisch fixirt, gut in Wasser gewaschen und ungefärbt in Wasser, mit mittlerer Blendung des ABBE'schen Beleuchtungsapparats, untersucht werden (s. unten, Fig. M); aber auch recht gut bei scharf mit Safranin oder Gentiana gefärbten und aufgehellten Objecten nach gleicher Fixirung. Auch an Chromsäure- und Pikrinobjecten, sowie an solchen, die nur mit Osmium fixirt sind, sieht man die Körnelung, doch nicht immer und minder klar; ich habe hier gerade ein paar Fälle zur Zeichnung gewählt, wo sie auch bei solcher Behandlung deutlicher war. Für die Methode, welche PFITZNER gebraucht hat (Chromsäure-Gold) verweise ich auf dessen Arbeit. — An meinen Präparaten finde ich, dass die Granulirung bei längerer Wirkung der Reagentien undeutlicher zu werden und gewöhnlich ganz zu verschwinden pflegt, und dass dies auch schon bei längerem Liegen der kurz fixirten Objecte in Glycerin oder Wasser eintreten kann.

Die Körnchen liegen in den Knäuelfäden nicht regelrecht gereiht, sondern ungleichmässig, schon bei feinfadigen Knäueln kommen oft mehrere Körnchen in einem Querdurchmesser des Fadens vor. Wo möglich noch deutlicher zeigt sich die Körnelung in dem Repetitionsstadium nach der Kerntheilung (Tochterknäuel Fig. K, 3).

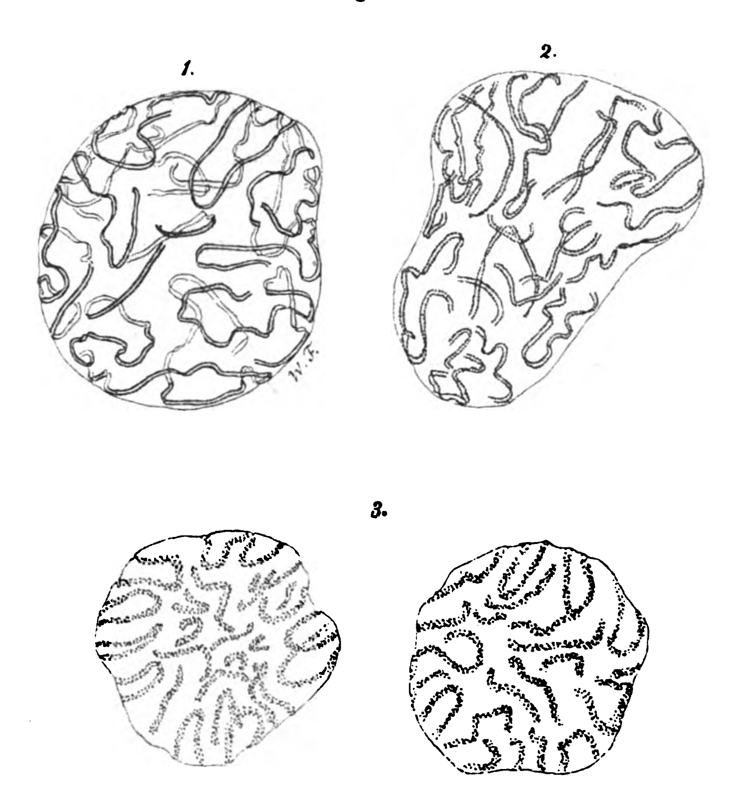
---

1) Dies erscheint auch mir als das Nächstliegende. Es ist aber nicht zu vergessen, dass es für die meisten Fälle nicht absolut bewiesen noch zu beweisen ist. Denn bei den meisten Kernen ist es auch mit den besten und lichtstärksten Linsen und den reinsten Tinctionen nicht völlig zu entscheiden, ob der Kernsaft zwischen den Bälkchen ganz farblos ist oder selbst einen Farbenschimmer hat. Und es bleibt an sich ganz möglich, dass chromatische Substanz in irgend einer diffusen, gelösten, aufgequollenen Form im Kernsaft vertheilt sein könnte, wenn auch die Hauptmasse immer in den geformten Theilen des Kerns steckt und bei einigen Kernformen ganz darin angehäuft ist.

Nicht ohne diesen Vorbehalt habe ich den obigen Satz aussprechen wollen. Vergl. dafür den zweiten Abschnitt, Cap. 17, S. 131, 132.

Dafür, dass die Körnelung auch in den übrigen Stadien nicht fehlt, verweise ich auf das Folgende.

Fig. K.



1. Eine lockere Knäuelform der Kernfigur, Epithel, Salamanderlarve. Totalform des Kerns noch erhalten. Dabei schon durchgehende Segmentirung und Fädenlängsspaltung. (Die bei hoher Einstellung sichtbaren Fäden sind mit dicken, die tiefliegenden mit feinen Strichen gezeichnet). Körnelung der Fäden nicht erkennbar. Chromsäure, Gentiana, Damar.
2. Kern einer Endothelzelle in einem Gefässchen der Larve, im selben Stadium. Körnelung der Fäden. Kernmembran noch vollständig scharf erhalten. Pikrinsäure, Hämatoxylin, Damar.
3. Tochterkerne in Knäuelform nach der Theilung einer platten Bindegewebszelle der Larve; sehr flach geformt, daher jeder Faden und seine Enden aufs Deutlichste controlirbar. Körnelung. Chromsäure, Safranin, Damar. — Alle mit Zeiss $^{1}/_{18}$ gezeichnet.

Freilich ist nun diese feine Structur an den blassen lebendigen Objecten nicht festzustellen, und deshalb kann der Zweifel bestehen, ob die Körner nur Gerinnungen sein mögen, die in den Fäden durch die Reagentien entstanden. Doch ist dies deshalb nicht

gerade wahrscheinlich, weil so viele verschiedene Reagentien die Körnelung zeigen.

Den theoretischen Constructionen, welche PFITZNER an die Körnelung geknüpft hat, kann ich mich aber nicht anschliessen.

Bei den meisten Präparaten aus den gebräuchlichen Reagentien findet man aber die Körnelung in diesen wie in den folgenden Stadien nicht erkennbar, und ich habe sie deshalb an den sonstigen Zeichnungen, die hier auf Taf. III u. a. von Chromsäure- und Pikrinsäurepräparaten gegeben sind, nicht dargestellt, sondern die Fäden überall so compact gezeichnet, wie sie aussehen.[1]) Dasselbe gilt für die Fädenlängsspaltung (vergl. im Folgenden).

3. Als weiteren neuen Befund kann ich die Veränderungen der Zellsubstanz bezeichnen, die sich schon jetzt einleiten und die ich durch die Veränderung der Behandlung und durch die neuen Linsen kennen lernte.

E. VAN BENEDEN (13, 1875, S. 50—51) hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass im Blastoderm des Kaninchenkeims die in Theilung stehenden Zellen in stärkerem Grade mit Carmin oder Hämatoxylin färbbar seien als die übrigen. Ohne Zweifel liegen dem dieselben Verhältnisse zu Grunde, die ich hier zu beschreiben habe.

Während der Kern durch die Knäuelform geht, nimmt die Zellsubstanz am lebenden Präparat eine stärker lichtbrechende Beschaffenheit an und sondert sich weiter, mit dem Uebergang zur Sternform, in zwei Portionen, eine dichte Aussenschicht, welche jenes stärkere Brechungsvermögen behält und darin noch zunimmt, und eine innere, helle Mittelmasse, welche sich an Reagentienpräparaten aus dünnen Strängen und Lamellen und zwischenliegender blasser, vielleicht im Leben flüssiger Masse zusammengesetzt zeigt (Fig 20, Taf. IIb, Fig. 37—45, Taf. IIIa, b).

Während der engeren Knäuelformen des Kerns ist davon noch nichts Anderes zu bemerken, als dass der Zellkörper um die Kernfigur her an Lichtbrechung zugenommen hat (Fig. 19, mittele Zelle, Taf. II), was mir schon bei den ersten Arbeiten aufgefallen war.[2]) Bei Einstellung auf das Profil der Zelle erhält man so einen matt glänzenden Ring (Fig. 19), der von der Intercellularlücke umschlossen wird und selbst die Kernfigur umschliesst. Der helle Innentheil der Zellsubstanz ist hier noch zu klein und schmal, um deutlich zu sein,

1) Ausgenommen Fig. 41, Chrom-Essig-Osmium, wo die Körnelung sehr deutlich ist.

2) 84, Fig. 1, Taf. XVI, S. 371. Ich hatte aber damals, bei minder guten Beleuchtungsmitteln, die Erscheinung blos auf eine mehr gerundete Form der Zellen geschoben, die allerdings zugleich einzutreten pflegt.



doch sieht man bei genauer Einstellung recht gut, dass gröbere Körner, wo sie in der Zellsubstanz vorkommen (Fig. 19), nicht in jener glänzenden Aussenschicht, sondern zwischen ihr und der Kernfigur liegen.[1]) Viel deutlicher und grösser wird die helle Innenpartie des Zellkörpers und ihr Gegensatz zu der Aussenschicht dann in den folgenden Stadien, Fig. 20h, und vollends dann nach Reagentienbehandlung, Fig. 37, 38 und Figuren auf Taf. III b, wobei allerdings oft noch einige Schrumpfung der Aussenschicht hinzukommt.

Dass hierbei wirklich eine durch und durch gehende substantielle Veränderung der Zellsubstanz im Bereiche der glänzenden Aussenschicht stattfindet, zeigt sich sehr deutlich an Präparaten, die mit Chrom-Osmiumsäure, oder Chrom-Essig-Osmiumsäure fixirt sind; an solchen (Fig. 23, Taf. II a) treten die in Theilung stehenden Zellen in dunkler, bräunlicher oder gelbgrauer Farbe scharf vor den ruhenden Zellen hervor, welche blass bleiben, und färben sich bei Hämatoxylintinction dunkel violettgrau, jene viel blasser. In den Anfangsknäuelstadien ist diese Dunkelung noch schwach, und wie ich gleich bemerken will, ist sie gleichfalls schon wieder blasser in den Tochterformen, die zum Gerüst zurückführen (t, Fig. 23). Mit jedem stärkeren System erkennt man leicht, dass diese dunklere Färbung nur jene Aussenschicht des Zellkörpers betrifft, welche am lebenden Präparat matt glänzend aussieht, während die Mitte um die Kernfigur her hell ist (Fig. 37, 38, Taf. III a).

Diese Dunkelung der sich theilenden Zelle giebt den so behandelten Präparaten von Epithelflächen, wenn sie reich an Theilungen sind, für schwächere Vergrösserungen ein höchst auffallendes Aussehen: die Fläche überall besät mit dunklen Flecken, jeder dieser Flecke eine in Theilung stehende Zelle (Fig. 23). Ich empfehle daher diese Behandlung mit Chrom-Osmiumsäure noch mehr, als die Kerntinctionen, für solche Fälle, wo es sich darum handelt, in Flächenepithelien oder auch an Schnitten durch Theile der Embryonen, besonders im Ektoderm, nach Theilungen zu suchen und ihre Anhäufung zu controliren.

Bei anderweitiger Behandlung, ohne Osmiumsäure, ist die Dunkelung viel schwächer oder auch gar nicht ausgesprochen; am meisten noch an Chrom- und Pikrinpräparaten, die stark mit Hämatoxylin oder Carminen gefärbt werden, wo öfters die periphere Schicht sich erheblich stärker imbibirt; diese Wirkung ist nicht constant.

---

1) In Fig. 19 konnte dies naturtreu nur so wiedergegeben werden, dass die Körner an den Polen zum Theil auf die Kernfigur hinaufgezeichnet wurden. Sie sind nicht in ihr, sondern neben ihr zu denken.



Die einfachste und nächstliegende Auffassung dieser Erscheinung ist nun wohl die, dass eine Verdichtung der Zellsubstanz in der Peripherie und eine Lockerung durch Flüssigkeitsansammlung in ihrem Mitteltheil eintritt. Es war zunächst die Frage zu stellen, ob die Helligkeit des letzteren wirklich auf dem Vorhandensein von Flüssigkeit beruht; denn es könnte sich ja auch um Interfilarmasse (Paraplasma) von festweicher Consistenz handeln, die sich im Inneren anhäufte, während die Filarsubstanz sich in der Peripherie verdichtete. Dies habe ich wieder mit Hülfe der BROWN'schen Molecularbewegung an der lebenden Zelle geprüft (vergl. Abschnitt I, Cap. 10). In Zellen mit mittlerem Pigmentgehalt am Larvenschwanz (Fig. H, S) sieht man oftmals Pigmentkörnchen in den hellen Mittelraum hineingerückt liegen und z. B. in Figuren, wie Taf. VI, Fig. 1k, l, m, selbst in dem äquatorialen Raum, welcher hier zwischen den beiden Tochterfiguren frei liegt. Diese Körnchen tanzen. Es muss hier also Flüssigkeit sein; man kann annehmen, dass der helle Innentheil der Zellsubstanz, ausser den verästelten Strängen darin (z. B. Fig. 37, 38, Taf. IIIa), ganz aus solcher Flüssigkeit besteht, es bleibt aber dabei dieselbe Frage offen, die auch im Cap. 10 berührt ist, ob es sich vielleicht nur um grössere und zahlreiche Vacuolen in einer festweichen Substanz handelt, da auch diese Raum für den Körnchentanz bieten könnten.

Die Doppelanordnung im Zellkörper fällt im Wesentlichen zusammen mit den Bildern, die früher von EBERTH, PEREMESCHKO, mir u. A. als „helle Höfe um die Kernfigur“ beschrieben sind. PEREMESCHKO hielt sie für Artefacte der Reagentien; ich habe dies durch das lebende Object widerlegt, an dem sie — bei Salamandra wenigstens — ja deutlich zu erkennen sind. EBERTH identificirte sie früher mit dem Contour des (natürlich vergrösserten) Kernes selbst. Hierin liegt unstreitig das Richtige, dass die helle Innenpartie, z. B. in Figuren, wie Fig. 37, 38, gewiss nicht allein aus verflüssigter oder aufgelockerter Zellsubstanz, sondern zugleich aus Kernsaft besteht, welche beiden, nach Untergang der Kernmembran in den betreffenden Stadien (s. unten), keine Grenze gegen einander zeigen und sich zu vermischen scheinen. Manchmal lässt sich in solchen Stadien die Kernmembran noch in etwas aufgeweitetem Zustand zusammenhängend erkennen. Aber man kann nicht den ganzen hellen Innentheil in der Zelle als aus dem Kern hervorgegangen ansehen. Dagegen spricht entschieden, dass die von den Polen ausstrahlenden Radiärfäden, die nunmehr deutlich werden (Fig. 37, 38, 39, 42, 43 u. a.) ganz oder grösstentheils im Bereiche des hellen Raumes liegen; diese Fäden entsprechen doch wohl ohne Zweifel den Polarstrahlungen in den Eizellen (vergl. die Figuren Taf. VII), und diese liegen ja ohne

Frage in der Zellsubstanz; folglich wird man jene gleichfalls der Zellsubstanz zurechnen müssen und kann den Raum, in dem sie liegen, nicht den Kern nennen.

Es muss noch bemerkt werden, dass diese Radiärfäden, und ebenso die verästelten Stränge und Fachwerke, die durch den hellen Mitteltheil der Zelle um die Kernfigur her gespannt liegen (z. B. Fig. 38, 42) so deutlich, wie hier gezeichnet, nur nach Behandlung mit Chrom-Essigsäure oder Pikrin-Essigsäure zu sein pflegen, besonders bei nachfolgender Färbung. An Osmium-, Chromosmium- oder Chrom-Essig-Osmiumpräparaten ist zwar die Scheidung des Zellkörpers in glänzende Aussenschicht und blassen Innentheil, wie gesagt, deutlich, der letztere aber lässt die Fäden und Stränge nicht erkennen, sondern macht einen gleichmässig matt granulirten Eindruck (Fig. 41, Taf. IIIb).

2. Phase: Sternform der Kernfigur (Aster), nebst Uebergang vom Knäuel zu derselben.

In dieser Phase gehen zwei Erscheinungsreihen neben einander her, die zu besserer Ordnung getrennt betrachtet werden sollen: die Veränderungen in der chromatischen Figur, und die Anlage der achromatischen Figur. Beide greifen allerdings mit ihren Anfängen in die Knäuelform zurück.

1. Chromatische Figur.

Die Segmentirung in Längsabschnitte von ziemlich gleicher Länge, welche wie erwähnt schon früh in der Knäuelform begonnen hat, ist gewöhnlich vollendet, während noch die Kernfigur die Totalform eines ruhenden Kerns hat (Fig. 33, 34). Oft kann sie sich jedoch bis in die folgenden Uebergangsformen hinein verzögern; denn man findet noch Figuren vom Habitus der Fig. 36, 37, 38, in denen einzelne Fadenstücke, bei horizontaler Lage, doppelt so lang verfolgbar sind als andere; und bei den Hodenepithelien (s. unten) sind die folgenden Formen nicht wohl anders zu erklären als durch die Annahme, dass eine Verzögerung der Segmentirung sich ganz gewöhnlich sogar bis in das Stadium der Aequatorialplatte hinzieht.

An den meisten Zellenarten aber (Epithel, Bindesubstanzen, Muskeln, Nervenkerne, verschiedene Drüsen) ist doch die Regel, dass mit dem jetzt erfolgenden Undeutlichwerden der Kernmembran zunächst die chromatischen Fädensegmente auf eine Zeit lang unregelmässige und gewundene Lagen annehmen (Fig. 36, 37, 38),

dabei allmählig zu Schleifen mit etwa gleich langen Schenkeln geknickt werden, und sich weiter in der Art zu einer Sternform ordnen, dass die Schleifenwinkel nach dem Centrum der Zelle und die Schenkelenden nach der Peripherie zu liegen kommen.

An der lebenden Zelle (Taf. VI, Fig. 1, a—b) ist diese Umlagerung bei der Blässe des Objects natürlich nicht deutlich zu sehen; um sich zu überzeugen, dass es wirklich so geschieht, muss man scharf gefärbte Kernfiguren haben und im Farbenbild des Beleuchtungsapparates beobachten, und besonders solche auswählen, bei denen die Schleifen etwas locker distrahirt liegen. Dabei unterstützt es sehr, wenn man sich an Pikrinsäurepräparate hält, an solchen nehmen besonders häufig (doch keineswegs immer) bei etwas längerer Aufbewahrung die Zellen und in ihnen die Kernfiguren einige Quellung an, dadurch werden die letzteren auseinander gezogen und die einzelnen Segmente deutlicher abgrenzbar, zuweilen selbst zählbar, wie ich schon mitgetheilt habe (38, S. 51), was bei günstiger Lage auch an Chromsäureobjecten vorkommen kann. Solche lose Figuren sind schon in 36, Taf. VII, Fig. 9 und 38, Taf. III, Fig. 6, 7 gezeichnet. Ich gebe hier noch eine in Fig. L (s. auch Fig. K). Aber auch an dichteren Figuren, in denen die meisten Schleifen nicht ganz isolirt abzugrenzen sind, sieht man aufs Deutlichste nach central gekehrte Schleifen, peripher gerichtete freie Enden, und zwar von beiden um so mehr, je regelmässiger radiär die Form ist. Retzius ist auch bei Triton, wo die Figuren noch etwas dichter und schwieriger zu entziffern sind, doch zu ganz derselben Auffassung des Vorganges gelangt.

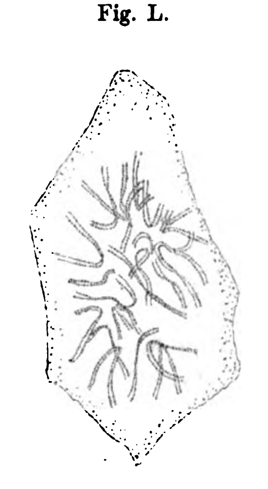
Die Zahl der Schleifen habe ich früher in einigen (3) deutlich durchblickbaren Fällen (Epithelzellen von Salamandra) auf 24 bestimmen können.[1]) Ich kann dazu noch einen vierten fügen (Fig. L hier), diesmal von einer Epithelzelle. Ich habe aber das zeitraubende Suchen behufs des Zählens aufgegeben, weil ich von vornherein sah, dass es sich um ein ganz durchgehendes Zahlgesetz hier nicht handeln kann. Es ist vollkommen möglich, dass für die meisten Gewebe von Salamandra die Schleifenzahl stets 24 betragen könnte, andernfalls weicht sie wohl im Epithel und Bindesubstanz nie weit davon ab. Bei den Echinideneiern, so weit sich schätzen lässt, dürfte es ähnlich sein. Aber bei andern Organismen ist es anders. Bei vielen Pflanzenzellen ist sicher eine viel grössere Anzahl von Schleifen da (vergl. Lilium, Taf. IV b), und bei Triton geht nach Retzius' Schätzung ihre Zahl im Mittel auf 12—16 und ist dem Wechsel unterworfen. Ferner machen bei Salamandra die

1) 38, S. 51, 52. Vergl. dort das Nähere.

Hodenepithelien hier, wie in anderen Dingen, wieder eine Ausnahme; obwohl ich an ihren Theilungen wegen der relativen Kleinheit und Dichtigkeit der Figuren noch nie ganz genau die Schleifen zählen konnte, so sind sie doch jedenfalls bedeutend weniger zahlreich wie bei Hautepithel- und Bindesubstanzzellen.

In der Mitte der Stern- und Kranzformen zeigt sich eine helle Partie (Fig. 40, Taf. IIIb).[1]) Sie entspricht stets der polaren oder schrägen Ansicht der achromatischen Spindelfigur, von der alsbald gehandelt werden wird. Wo man diese helle Stelle nicht sieht, da hat man entweder die Kernfigur so vor sich, dass die Theilungsaxe parallel dem Objectglas liegt (vergl. Fig. 39, weiter 41, 42, 43), oder man hat sie doch so schräg gegen die Theilungsaxe, dass die achromatische Figur durch die chromatischen Fäden verdeckt wird. Doch auch bei solchen schrägen Ansichten kann man in diesen, und in noch früheren Stadien (Fig. 37, 38) die Pole und die achromatische Spindel sehen, worüber das Nähere bei der Beschreibung der letzteren folgt.

Fig. L.



Sternform der chromatischen Kernfigur in einer platten Bindegewebszelle der Mundbodengegend, Salamanderlarve. Die Schleifen, durchweg längsgespalten, sind mit ihren Winkeln centrisch geordnet, liegen aber so locker, dass man sie einzeln abgrenzen und zählen kann. Die Körnelung der Spaltstrahlen ist ausgesprochen. — Chromsäure, Safranin, Damar. Die Zahl der Schleifen beträgt hier 24.

Bei reinen Polaransichten und solchen Formen der Figuren, dass sie eine recht weite helle Mitte präsentiren, sieht man, wo das Polarbild der achromatischen Spindel deutlich ist, vielfach Fäden derselben gerade auf einen Schleifenwinkel zu ziehen und diesem anliegen (in Fig. 40 angedeutet, hier sind die Schleifen schon längsgespalten; vergl. Fig. 3, Taf. III, 38). Es kann darnach vermuthet werden, dass je eine Schleife mit ihrem Winkel an je einen achromatischen Faden attrahirt gehalten wird und sich im weiteren Verlauf an ihm entlang verschiebt. Diese Vermuthung, die ich a. a. O. aufstellte, ist aber nicht mehr als eine solche: einstweilen lässt sich die Anlagerung auch bei den klarsten Figuren nur für einen Theil der Fäden feststellen und es bleibt möglich, dass

1) 38, Fig. 3, 4, 7, 15, Taf. III und 34, Fig. 6, 7, Taf. XVII.

dabei Verrückung und Verklebung durch die Reagentien mitspielen kann. Am lebenden Object, wo man bei Wirbelthierzellen die achromatische Figur überhaupt nicht sehen kann, ist darüber natürlich kein Aufschluss zu erhalten.

Ich sagte schon, dass nicht immer die Segmentirung zu gleichen Schleifen mit dem Eintritt der Sternform schon abgeschlossen zu sein braucht. Wenn sie sich an einzelnen Stellen verspätet, so resultiren die Formen, die ich früher Kranzformen genannt habe [1]), bei denen man nicht blos die bleibenden centralen, sondern auch hier und da periphere Umbiegungsschlingen der Fäden sieht. Ich habe aber schon lange erkannt (36, S. 198—203), wie die Sache liegt und dass dies keine typische Form ist, und muss Retzius, der das letztere jetzt besonders hervorhebt, darin ganz Recht geben. Es handelt sich eben bei diesen Kranzformen nur um schon formirte oder beginnende Sternformen, in denen die Segmentirung an Stellen, die gerade in der Peripherie liegen, noch nicht erfolgt ist. Zum Theil handelt es sich allerdings auch nur um Sterne, die schon vollständig durchsegmentirt sind und bei denen die freien Fädenenden der Schleifen nur umgerollt liegen.

Auch diese Erscheinung ist nicht gleichgültig. Es existirt eben in den Anfangsformen des Sterns noch eine Tendenz zu geschlängelter Lage der Fäden, und ganz dieselbe Erscheinung sehen wir rückläufig wiederkehren in den Formen der Tochterkerne, die von der Sternform derselben zur Ruhe überleiten.[2])

Im Ganzen aber ist das, was an Mutter- wie an Tochterfiguren als „Kranzform“ imponirt, doch nichts Anderes als eine schon radiär geordnete, oder auf dem Wege dazu begriffene Form zu nennen und verdient also nicht besonders von den Sternformen unterschieden zu werden.

Wenn man bei Salamandra eine lebendige Sternfigur andauernd beobachtet, so sieht man den Formenwechsel, der auf Taf. VI in Fig. 1 b—f ausgedrückt ist unf oft noch viel stärker markirt ist wie dort. Der Stern breitet sich in sehr langsamen Intervallen gleichmässig durch den Mittelraum der Zelle aus (Fig. 1 b—d) und zieht sich dann wieder in eine flachere Form zusammen (e, f), und zwar immer so, wie die Folge lehrt, dass die Abflachung der Aequatorialebene entspricht (vergl. daselbst g—n', dieselbe Zelle weiter beobachtet). Aus der Form Fig. 1 f kehrt der Stern dann wieder zu solcher wie d zurück und flacht sich weiter von Neuem ab, bis er dann in die Aequatorialplatte (g) übergeht. Anfangs (38) habe ich

1) Vergl. **34**, Fig. 6, 7, Taf. XVII.
2) z. B. Fig. 17, Taf. XVII in **34**.

dies Formenspiel bildlich „Systolen und Diastolen" der Sterne genannt, gebe den Namen aber auf; denn man könnte durch ihn verleitet sein, an active innere Contractionen der Fäden zu denken, und ich habe mich längst überzeugt (36, S. 205 ff.), dass solche nicht stattfinden und dass der Formwechsel des Sterns vielmehr den Ansätzen entspricht, welche die Figur macht, um aus der Sternform in die Aequatorialplatte überzuschlagen.

Retzius hat die Erscheinung bei Triton nicht beobachtet, sie muss dort also nicht deutlich ausgesprochen sein. Bei Salamandra ist sie unverkennbar; und wenn man auch das lebende Object gar nicht berücksichtigen wollte, so würde sie sich doch schon aus den verschiedenen Formen der Sterne ableiten lassen, die sich an fixirten Präparaten zeigen. Denn da findet man bunt durch einander ganz flache, halbflache und allseitig ausgebreitete, kugelförmige Sterne. Beim lebenden Object muss man natürlich daran denken, dass man nur an solchen Zellen, wo die Theilungsaxe ganz oder nahezu dem Objecttisch parallel liegt, die Erscheinung sehen kann, nicht aber bei Polansichten; denn in der Aequatorialebene behält der Stern immer den gleichen Umfang, wie sich aus dem Schema (Taf. VIII) ohne Weiteres ergiebt.

Man muss noch Eines berücksichtigen, wenn man sich über diese Verhältnisse ganz klare Vorstellungen machen will. In Zellen, welche sehr flach sind und auch platte Kerne haben, kommt es bei der Theilung nur zu einer mässigen Verdickung der Kerne, diese bleiben in der Knäuelform platt linsenförmig, und dem entsprechend wird dann auch die Sternform niemals ganz kugelrund, immer flach sein. — Nun habe ich solche flachzellige Gewebe — Plattenepithel, Endothel — bei der Untersuchung besonders bevorzugt, zum Theil gerade deshalb, weil hier die Figuren wegen ihrer Plattheit auch leichter zu durchblicken sind. Hier könnte nun der Verdacht entstehen, dass ich bei den runden Sternen immer nur solche Figuren vor mir gehabt hätte, welche gar nicht kugelförmig, sondern eigentlich auch flach wären und nur von der Polseite gesehen würden (Taf. VIII, vergl. Erklärung), und dass andererseits die Sterne, die ich als abgeflachte beschreibe, sämmtlich Kantenansichten seien; dass, mit anderen Worten, alle Sterne flach wären und dass es sich bei dem Formwechsel, den ich beschreibe, nur um verschiedene Lagen der Axe handelte.

Dieser Verdacht würde aber unbegründet sein. Erstens deshalb, weil, wie gesagt, der Formwechsel an der lebenden Theilung zu sehen ist. Zweitens aber, weil ich auch viele Objecte herangezogen habe, bei denen die Zellen und Kerne gar nicht flach sind, und doch ebenfalls runde sowohl, wie stark abge-

plattete Sternformen vorkommen. Erstens gehört dahin schon das Hautepithel der Salamanderlarve, von dem die Bilder der Taf. VI und viele meiner früheren stammen; es hat kugelige oder ellipsoide Kerne. Ferner habe ich auch viel Theilungen von verästelten Bindegewebs- und Drüsenzellen untersucht, wo man auf das Deutlichste durch die Einstellung unterscheiden kann, dass die Sternformen bald kugelig ausgedehnt, bald platt sind.[1])

Es bleibt von jenem Einwand also nur so viel bestehen, dass allerdings bei den platten Mundboden- und Kiemenepithelien der Salamanderlarve, sowie bei anderen flachen Zellen die Sterne auch bei grösster Ausdehnung niemals Kugelform haben, sondern auch dann ziemlich platt ellipsoid sind. Aber auch hier zeigen sie alle Schwankungen zwischen dieser Form und einer noch platteren.

In der Uebergangsperiode vom Knäuel zum Stern giebt es, wie ich verschiedentlich beschrieben habe[2]), vielfach sehr unregelmässige Lagen der Schleifen; oft liegen einzelne ganz weit abgerückt. Durch Peremeschko und Retzius a. a. O. sind solche Formen auch bei Triton ebenso gesehen[3]), und es handelt sich dabei keineswegs um künstliche Verzerrungen der Figuren durch die Reagentien (obwohl durch Quellung dabei die Abrückung von Schleifen gewiss in vielen Fällen noch verstärkt wird), denn wie ich gesehen habe, sind solche abgerückte Schleifen auch im Leben ganz deutlich erkennbar und man sieht sie sich oft abwechselnd dem Centrum nähern und wieder davon entfernen (vergl. Anm. 1 am zuletzt citirten Ort).

Eine andere Unregelmässigkeit dagegen ist, wie ich jetzt erkannt habe, nur scheinbar. Man findet oft Figuren, an denen die Schleifen in zwei etwa gleiche, durch eine helle Stelle getrennte Gruppen vertheilt liegen[4]). Bei Triton kommen sie, wie Klein[5]) und Retzius[6]) gezeigt haben, ebenfalls vor. Sie entsprechen, wie auch Retzius schon erkannt hat, keineswegs einer beginnenden dicentrischen Anordnung, sie lassen sich auch nicht, wie ich eine Zeit lang vermuthet habe, als gleichwerthig mit den Trennungsbildern setzen, welche bei Pflanzen (Lilium) vorkommen (Taf. IVb, Fig. 62 hier), sondern sie

1) Fig. 39, Taf. IIIb, ein halbflacher Stern, ist eine Endotheltheilung vom Bauchfell; in demselben Präparat finden sich ganz flache (wie etwa Fig. 41) und wiederum völlig kugelige, und zwar beide Formen bei gleicher Lage der Axe wie in 39. Denn diese kann man auch in kugeligen Sternen, wo die Spindel verdeckt liegt, nach den Polradien bestimmen. Vergl. Taf. VIII, Fig. 4.

2) 36, S. 201 ff.; Taf. VII, Fig. 5—8; Taf. IX, Fig. 35 a, b.

3) z. B. Retzius, Fig. 9, 11, 14, weiter 26.

4) 38, Taf. VII, Fig. 6, 7.

5) Klein's Fig. 19 in 74 dürfte gewiss einer solchen Form entsprechen.

6) Fig. 7, 9, 12 desselben sehe ich als hierhergehörig an. Vergl. auch Retzius, S. 117—118 a. a. O.

sind Polaransichten von Figuren, in denen die achromatische Spindel schon ausgebildet ist und wo dieselbe, nicht sichtbar in querer oder schräger Lage, den hellen Raum zwischen den beiden chromatischen Fädengruppen einnimmt. Näheres darüber folgt alsbald.

Ich komme schliesslich zu der sonderbaren Längsspaltung der chromatischen Fäden. Sie beginnt, wie die Segmentirung, schon in der Knäuelform [1]), wovon die Figur K, S und M, S deutliche Beispiele giebt.

Es ist aber sehr schwer zu beurtheilen, ob der Beginn der Längsspaltung an irgend einen bestimmten Zeitpunkt geknüpft ist; — in diesem Fall müsste derselbe natürlich da liegen, wo man überhaupt die erste Spaltung findet, in der Knäuelform. An Reagentienpräparaten (Chrom-Pikrin-Essigsäure, Osmiumgemische) findet man die lockern Knäuel, die unregelmässigen Uebergangsfiguren (z. B. Fig. M hier) und die Sternformen theils mit gespaltenen Strahlen, theils mit compacten, beides bunt durcheinander. Aber die Reagentienpräparate sind hierfür nicht zuverlässig. Man überzeugt sich leicht, dass namentlich Essigsäure, Chrom-Essigsäure und Alkohol, aber in geringem Maasse auch die übrigen Reagentien, die benachbarten Doppelfäden künstlich zur Verschmelzung bringen können. Wenn solche nach kurzer Einwirkung dieser Reagentien noch distinct waren, werden sie doch bei längerer in Eines verschmolzen. Es ist dabei wohl offenbar eine Quellung im Spiel. Reine Chromsäure ($^1/_8$—$^1/_4$ p. c.) wirkt in dieser Hinsicht weniger verändernd, noch weniger Pikrinsäure und die Osmiumgemische. Aber auch sie sind doch nicht ausser Verdacht zu stellen, dass sie sehr oft naheliegende Doppelfäden künstlich zu einem verklumpen können.

Am lebenden Präparat bekommt man zwar volle Sicherheit über die Existenz der Fädenspaltung selbst, aber nicht für die Normirung ihres Zeitpunktes. An günstig liegenden flachen Sternfiguren in der lebenden Zelle, die deutlich die Form wechseln, sieht man, wie Fig. 2, Taf. VI demonstrirt, deutlich die Doppelfäden.[2]) In dem Object Fig. 20, Taf. IIa war jeder Faden im lebendigen Stern un-

---

1) Man findet dies schon in **36**, S. 213 erwähnt, weiter demonstrirt in **38**, S. 67, Taf. III, Fig. 5.

2) Diese Fig. 2 habe ich nach dem Original der Fig. 5, Taf. XVI in Nr. **34** für Zinkdruck umgezeichnet. Letztere Fig. 5 ist in der Lithographie sehr undeutlich ausgefallen, das Original zeigte, wie das Präparat, deutliche scharfe Doppelfäden in der ganzen linken Hälfte der Kernfigur. Ich habe mir nun erlaubt, diese auch in der rechten Hälfte der Figur darzustellen, weil ich mich seither an vielen ähnlichen lebenden Kernfiguren überzeugt habe, dass dies dem wirklichen Verhalten entspricht.



verkennbar doppelt.[1]) Solches findet man mit SEIBERT 1/16 bei gutem Licht und gut regulirter Beleuchtung so klar und häufig an lebenden Sternfiguren, dass ein Zweifel an der Vitalität der Erscheinung gar nicht aufkommen kann. Auch kommt ja dieselbe bei Triton ebenso vor, wie KLEIN und RETZIUS bestätigt haben; ich habe sie beim Menschen, Fig. 71, 72, Taf. IVb[2]) und bei Pflanzen, Fig. 76, ebenda[3]) gefunden. — Aber in den dichteren Knäuelformen ist es mir am lebenden Object bisher unmöglich sie zu sehen, was auch hier bei der noch dünneren Beschaffenheit der Fäden und bei den vielen Reflexen in einer solchen Knäuelfigur kein Wunder ist.

Hiernach bleibt es also unentschieden, ob es einen bestimmten, in der Knäuelform gelegenen Anfangstermin für die Längsspaltung giebt. Mir ist es nach allem Gesagten wahrscheinlicher, dass ein solcher nicht existirt, dass vielmehr die Spaltung bald früher, bald später sich einleitet, und bald rascher, bald langsamer ablaufen kann. Dafür spricht noch, dass man in schon getrennten Tochterfiguren (wie Fig. 44, Taf. IIIb hier, wo aber die Doppelfäden schon längst getrennt und auseinandergerückt sind), in einzelnen Fällen noch Doppelfäden findet, von denen dann jeder Halbfaden an Dicke einem Einzelfaden in Fig. 44 entspricht.[4]) Ich kann dies nicht besser deuten als, wie schon a. a. O., dahin, dass die Fadenlängsspaltung sich hier sogar bis über die Aequatorialplatte hinaus, bis in die Tochtersterne hinein, verschleppt hat. Das sind aber äusserst seltene Vorkommnisse.

Regulär entfernen sich die je zwei Längshälften der Fäden schon im Stadium des Sterns von einander, so dass die Schwesterstrahlen nicht mehr zusammen zu erkennen sind, und es entsteht so, entsprechend meiner früheren Beschreibung, zunächst ein feinstrahliger Stern, der doppelt so reich an Strahlen (resp. Fadenschleifen) ist, als die Figur vor der Längsspaltung besass, also in den Fällen, wo 24 Segmente da waren, 48 Schleifen haben würde. In Fig. 40, 41, Taf. IIIb ist die Spaltung vollendet, die Spalthälften liegen aber noch parallel; etwas weiter, und sie werden diese Parallelität aufgeben und es werden Sterne entstehen, wie sie früher in Fig. 12, Taf. XVII in Nr. 34 gezeichnet sind; hier Fig. N, 2.

Ich bemerke aber gleich, was bisher von keiner Seite angeführt worden ist, dass in der nächsten Folge in der Aequatorialplatte und

1) Dies war in der Zeichnung dargestellt, ist aber in der Lithographie ganz verloren gegangen.

2) **3**, Taf. III, Fig. 11, 12, 14.

3) Vergl. **36**, Fig. 21, Taf. VIII.

4) Einen solchen Fall habe ich in **34**, Taf. XVII, Fig. 9, gezeichnet und dort S. 383 unten, sowie S. 215 in **36** besprochen.



weiter in den folgenden Tochterformen die nun an Zahl verdoppelten Fäden durchweg um Weniges dicker gefunden werden, als es die Halbfäden in Fig. 40, 41 sind. Entweder nehmen sie wirklich jetzt um etwas an Masse zu, oder es sind diese Fäden aus irgend welchem Grunde leichter einer Aufquellung durch die Reagentien ausgesetzt. Vergl. Erklärung der Fig. N.

Klein (75 b, S. 442) spricht aus, dass er bei Triton auch mit besten Systemen (unter anderem Zeiss Oel 1/18) nicht sicher entscheiden könne, ob die Doppelfäden wirklich solche, oder hohle Röhren seien.[1]) Bei Triton ist offenbar diese Entscheidung viel schwieriger als bei Salamandra, wie mir auch aus Retzius' Figur 16—18 hervorzugehen scheint; doch hat Retzius das Verhalten auch für Triton vollkommen sicher als Längsspaltung aufgefasst und divergirende Enden der Fädenpaare gezeichnet, wie ich sie früher in verschiedenen Figuren darstellte.[2]) Bei Salamandra kann von Röhren keine Rede sein; die Verhältnisse sind so gross, dass man im optischen Querschnitt ganz deutlich, dem Fädenpaar entsprechend, zwei Punkte nebeneinander hat; dies kann man übrigens auch schon bei den viel kleineren menschlichen Sternfiguren (Fig. 72) sehr gut sehen. Uebrigens ist ja die nachfolgende Zahlverdopplung der Schleifen (feinstrahlige Sterne) das einfachste Zeichen dafür, dass es sich um Längshalbirung handelt.

Bisher habe ich für diese Stadien noch die Balbiani-Pfitzner'sche Körnelung (8, 107) der Fäden ausser Besprechung gelassen. Sie findet sich an Sternformen und an den Zwischenformen zwischen diesen und den Knäueln (z. B. Fig. M) viel deutlicher und öfter als an eigentlichen Knäueln, in denen ich, wie oben erwähnt, eine eigentliche Aufreihung der Körner nicht recht finden kann. Auch in den Sternen, die keine Längsspaltung zeigen, kann ich eine doppelte Aufreihung von Körnchen, wie sie Pfitzner darstellt, nicht ganz sicher sehen. Dagegen in den Sternen mit Längsspaltung (Fig. 41, Taf. III b) ist die Zusammensetzung der dünnen Spaltfäden aus Körnern oft sehr deutlich, wenn auch nicht immer so regelmässig aufgereiht, wie man es in einzelnen Exemplaren allerdings findet. In Fig. 41 war dies der Fall, ich habe hier jedoch, damit die Lithographie nicht zu ungenau ausfiele, die Körner der Fäden gröber und weniger zahlreich gezeichnet, als sie am Object erscheinen, ich bitte sie um etwa 1/2 zahlreicher und dabei jedes Korn um ebensoviel

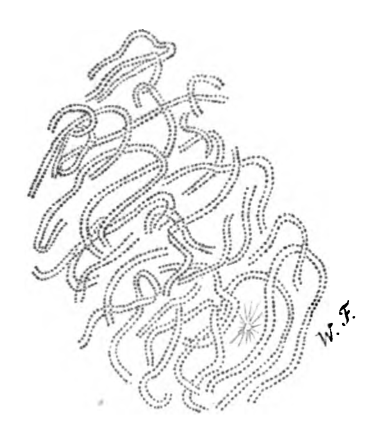
1) Bei dem ersten Auffinden der Doppelfäden am Blasenepithel bei Salamandra, 1877, habe ich sie auf den ersten Blick mit Hartnack VII und VIII auch hier für Röhren gehalten. Das Anschrauben von IX à imm. überzeugte mich damals sofort davon, dass Parallelfäden vorlagen.

2) Fig. 11, 9, Taf. XVII, in 34, und Retzius, Fig. 16–20.

kleiner zu denken. Ausserdem ist in dieser Figur der Deutlichkeit zu Liebe ein Theil, circa 6, der gespaltenen Schleifen fortgelassen, welche bei anderer Einstellung unter und über den gezeichneten lagen.

Ich finde die Körnelung an Präparaten, die mit Chrom-Essig-Osmiumsäure fixirt, nach 24 Stunden ausgewaschen sind, etwas am Licht gestanden haben und in Wasser untersucht werden, an den meisten der lockeren Knäuel und der Sterne, und zwar oft noch deutlicher und regelmässiger, wie ich sie an PFITZNER's, mit dessen Goldmethode bereiteten Präparaten gesehen habe. Fig. M ist keineswegs übertrieben, abgesehen von ganz unwesentlichen Aenderungen [1]), die ich mir darin gestattet habe. Ich muss aber hinzufügen, dass an den Fäden der Aequatorialplatten (Fig. 42 — 43) in den gleichen Präparaten die Körnelung dann wieder undeutlich ist. Bei längerem Liegen der Präparate wird sie es auch oft an den Sternformen.

Fig. M.



Uebergangsform der chromatischen Figur vom Knäuel zum Stern, vom Kiemenblattepithel der Salamanderlarve, Chrom-Osmium-Essigsäure kurze Wirkung ohne Tinction, ZEISS $^1/_{18}$. Die Segmentirung ist ganz oder fast vollständig. Viele der Segmente sind in der Verkürzung gesehen und erscheinen deshalb viel kürzer als wirklich. Alle Segmente mit vollendeter Längsspaltung, an den Spaltfäden PFITZNER'sche Körnelung.

An einem Ende der Figur ist ein Pol sichtbar mit der von ihm ausgehenden Strahlung. Der entgegengesetzte Pol ist durch einige Fadenwindungen fast verdeckt und undeutlich, deshalb nicht mit angegeben. (Vergl. Fig. 36, 37, Taf. IIIa).

Sehr deutlich kann die Körnelung wieder an Tochterkernfiguren von Knäuelform werden, wie Fig. K, 3. Hier finde ich dann aber die Körner nicht in Reihen, sondern im Faden irregulär vertheilt und dabei feiner, wie in den Spaltsternformen.

Es ist, wie mir scheint, zwar nicht positiv beweisbar, dass die Körnelung dem vitalen Zustand entspricht. Ich weiss wenigstens nicht, wie man den Einwand ganz entkräften soll, dass sie einer

1) Man wolle sich die Körnchen noch um ein weniges kleiner, zahlreicher und enger gereiht denken, sowie manchmal eins etwas aus der Reihe gerückt, oder zwei neben einander in einer Reihe. Ferner sind an einigen Stellen, wo zwei Schwesterspaltfäden einander deckten, dieselben auseinander gerückt gezeichnet. Dies wäre in der Zinkotypie, wenn ganz genau nach dem Präparat dargestellt, schwerlich deutlich herausgekommen.

durch die Reagentien bedingten, granulösen Gerinnung in den Fäden resp. einer künstlichen Querzerfällung derselben entsprechen könnte. PFITZNER hat jedoch zu Gunsten einer natürlichen Präformation Folgendes geltend gemacht: an dickstrahligen Sternfiguren findet er die Fäden in der Weise aus etwa runden Körnern zusammengesetzt, dass der Durchmesser eines Kerns die ganze Fadendicke einnimmt (vgl. Schema Taf. VIII, Fig. 9). In Sternen mit gespaltenen Strahlen und solchen, die in Spaltung begriffen erscheinen, findet er jeden Halbfaden aus einer Reihe Körner gebildet (s. daselbst), deren jedes nur die halbe Grösse der Körner im ersteren Fall hat. Er schliesst daraus: die Längsspaltung der Fäden kommt so zu Wege, dass je ein grobes Korn sich in zwei theilt, welche nebeneinanderrücken (S. 295 a. a. O.). — Die Beobachtung kann ich bestätigen, und man muss sagen, dass sie die Annahme einer unnatürlichen Entstehung der Körner, durch Gerinnung oder Zerfällung, doch sehr unwahrscheinlich macht. Wie soll man es sich vorstellen, dass die Reagentien in den dicken Fäden einerseits, in den dünnen Fäden andererseits immer grade Körner oder Abschnitte herstellen, welche den Durchmesser des betreffenden Fadens haben? Warum fallen sie nicht auch einmal in den dicken Fäden halb so gross, oder in den dünnen doppelt so lang aus?

Mir ist daher die Präformation der Körnelung durchaus wahrscheinlich; obwohl ich, wie schon gesagt, den weiteren daran geknüpften Ideen PFITZNER's nicht folgen kann.

PFITZNER hat bereits bemerkt, dass bei Kernfärbung in solchen Figuren, die die Körnelung zeigen, die Körner allein es sind, welche scharf tingirt werden. Es giebt hiernach in dem Ding, das wir „einen chromatischen Faden" nennen, nicht blos Chromatin, sondern daneben, allerdings in geringerer Menge, noch eine achromatische oder minder-chromatische Substanz.

Davon kann man übrigens einen Ausdruck zuweilen deutlich sehen in Figuren, welche in der Segmentirung begriffen sind. Man erkennt da zwischen zwei Fädenenden, die einander so gegenüberliegen, dass ein früherer Zusammenhang anzunehmen ist, oft blasse Brücken ausgespannt, wie Reste einer achromatischen Matrix der färbbaren Masse, die sich aus ihnen zurückgezogen hat. In Figuren, wie Fig. 34, Taf. IIIa, ist solches öfter zu treffen (dort nicht gezeichnet, angedeutet in den Textzeichnungen von Hodenzellen, s. unten).

Für meine Abbildungen bitte ich noch besonders zu berücksichtigen, *dass ich in den meisten Figuren die chromatischen Fäden grade so wiedergegeben habe, wie sie am betreffenden Object aussehen, nämlich weder gekörnt, noch auch längsgespalten* (Figuren auf Taf. IIIa u. IV

und auf Taf. III b mit Ausnahme von 39—41). Hiermit vertrete ich *keineswegs, dass die Längsspaltung und die Körnelung hier fehlen sollten, nehme vielmehr an, dass die erstere in den meisten der Figuren schon angelegt ist*, und halte für wahrscheinlich, dass die letztere überall existirt. Es ist schon gesagt, dass die gebrauchten Reagentien die Anfänge der Längsspaltung und ebenso die Körnelung verwischen oder ganz unkenntlich machen, und ich habe die Figuren so geben wollen, wie sie hiernach aussehen.

Um ein Beispiel zu geben: ich glaube bestimmt, dass in Figuren wie 39, Taf. III b alle Schleifen längsgespalten waren, dass dies aber nach der Chrom-Essigbehandlung nur bei einigen deutlich geblieben ist, bei den übrigen die Parallelfäden mit einander verquollen sind. Dies ist deshalb annehmbar, weil im optischen Querschnitt die Fäden nicht rund, auch nicht quadratisch, sondern oblong erscheinen [1]), und weil die einen (von der Kante gesehenen) schmaler sind, als die anderen (auf der breiten Fläche gesehenen). Es ergiebt sich von selbst, dass diese Form herauskommt, wenn man sich je zwei Parallelstrahlen wie in Fig. 40, nur mehr einander genähert liegend, durch das Reagens zusammengequollen denkt.

2. Auftreten der achromatischen Figur (Kernspindel).

Ueber diese, für die Deutung der Kerntheilungsvorgänge höchst interessante und wichtige Erscheinung habe ich letzthin besonders gesucht, neue Kenntnisse zu sammeln. Bei den Amphibien und vorwiegend bei Urodelen ist dies schwer, weil die achromatische Figur hier relativ klein und zart gegenüber der chromatischen Figur ist. Trotzdem bleiben ihre Zellen, wie ich bald sah, von den bis jetzt herangezogenen Wirbelthierzellen noch die besten Objecte für diesen Zweck, denn Zellen und Kernfiguren sind doch hier relativ immer noch die grössten und deutlichsten. Doch wird man bei Pflanzen vielleicht noch weiter kommen, wo dieser Theil der Kernfigur, wie durch STRASBURGER bekannt, relativ meist grösser entwickelt ist als der chromatische. Da ich jedoch über kein hinreichendes pflanzliches Beobachtungsmaterial verfügte, blieb ich auch für diesen Punkt hauptsächlich bei den Amphibien.

Im ausgebildeten Zustand ist die achromatische Figur oder Kernspindel, wie durch BÜTCHLI's und STRASBURGER's Untersuchungen bekannt ist, ein Bündel von feinen, blassen Fäden, die, wie ich fest-

1) Ich habe allerdings davon abgesehen, dies durchweg in der Zeichnung auszudrücken, weil damit von der Lithographie bei diesem Format zu viel verlangt wäre.



stellte (36), in den eigentlichen Kerntinctionsmitteln nicht oder nur schwach tingirbar sind, mit Hämatoxylin- und vielen Carmintincturen sich dagegen mehr oder weniger färben, in Pepsinlösungen schwinden, durch Salzsäure und andere Säuren verschärft dargestellt werden [1]), während sich die chromatische Figur in beiden Beziehungen umgekehrt verhält. Es ist danach anzunehmen, dass die achromatische Fadenfigur kein Nuclein enthält, während dies ein Hauptbestandtheil der chromatischen Fäden ist. Die Form der fertig ausgebildeten achromatischen Figur ist bei den meisten Zellenarten die einer Spindel, deren Spitzen durch die Theilungspole gegeben sind; bei einzelnen (besonders unter Pflanzenzellen bekannt, z. B. Spirogyra) ist sie ein cylindrisches Fädenbündel, an den polaren Enden ebenso dick wie im Aequator, so dass man hier die Pole in Scheibenform, statt wie gewöhnlich in Punktform, annehmen kann. (Vergl. unten bei „Pflanzenzellen" die Figuren von Spirogyra.)

Dieser achromatische Theil der Kernfigur ist bei Infusorien, Eizellen, Pflanzen durch Bütschli, Strasburger, O. Hertwig und Fol lange bekannt, und zuerst fast bekannter als der chromatische Theil geworden; daher der Name Kernspindel, den Strasburger anfangs der ganzen Kernfigur beilegte, während er für die chromatische Figur, lediglich gewisse Stadien und gewisse Objecte berücksichtigend, den Namen Kernplatte brauchte.[2])

Bei Gewebszellen von Wirbelthieren hat Mayzel zuerst die feinfaserigen Kernspindeln aufgefunden (Frosch, Endothel der Hornhaut). Ich habe anfangs, mit noch unvollkommenen Mitteln, bei Salamandra vergeblich danach gesucht (34). Das Urtheil über die Kernspindelfasern lag damals so unsicher, dass Strasburger (131) sie auch bei manchen pflanzlichen Objecten abwesend glaubte (Nothoscordon fragrans u. a.) und darauf eine Eintheilung der Kernfiguren in zwei Gruppen (Kerntonnen und Kernspindeln, erstere ohne die blasse Spindel) aufstellen wollte. Ich fand dann durch genauere Unter-

---

1) Zacharias, 53.

2) Diese Bezeichnungen sind unter den Botanikern zum Theil noch heute in Gebrauch, was zu bedauern ist, da sie für die Formen vieler Objecte, in specie thierischer, ohne allen Zweifel sehr schlecht passen. Soltwedel (127) nennt z. B. den Zustand, in dem die chromatische Figur noch monocentrisch ist, „einplattige Spindel", den Zustand, in dem sie dicentrisch ist (Tochtersterne und -Knäuel), „zweiplattige Spindel". Wenn man bedenkt, dass hiernach die Formen meiner Fig. 37—43, sowie Fig. 71, 74 a, 70 „einplattige Spindeln", die Formen meiner Fig. 44, 45, 46 „zweiplattige Spindeln" heissen müssten, so ergiebt sich wohl von selbst, dass diese Ausdrücke als allgemein bildliche Bezeichnungen für die Form sehr ungeeignet sind; als Bezeichnungen für das Wesen aber, d. h. für die Bewegungsmechanik der Theilung sind sie es erst recht gegenüber denjenigen, welche in der Thierhistologie jetzt eingeführt sind.

suchung bei Salamandra, dass die achromatischen Spindeln auch hier durchweg vorkommen (36); aber obwohl ich sie darnach schon damals als ein allgemeines, typisches Element der indirecten Kerntheilung aufgefasst habe, und STRASBURGER (132 a) dann gleichfalls wieder zu dieser Anschauung übergegangen ist, scheint darüber unter den Thierhistologen auch jetzt noch Zweifel zu herrschen. KLEIN (75 b, p. 443), auf Grund des negativen Befundes bei Triton, widmet der achromatischen Figur nur wenig Aufmerksamkeit, RETZIUS (113), obwohl er sie auch bei Triton nachgewiesen hat, hält sich in seinem Urtheil über sie sehr vorsichtig, und PFITZNER (108, S. 307) meint sogar: „dass sie nichts Primäres, überhaupt nichts für den Theilungsprocess Wesentliches darstellen könnten, bewiese wohl schon die Unscheinbarkeit und Inconstanz der achromatischen Figuren.“

Dagegen muss ich mich entschieden erklären. Die achromatischen Figuren sind in vielen Fällen unscheinbar, in manchen noch nicht nachgewiesen, aber Niemand hat ein Recht, sie deshalb inconstant zu nennen. PFITZNER's Zweifel gründen sich offenbar darauf, dass er hauptsächlich schöne reine Kerntinctionen, überhaupt aber Präparate untersucht hat, die mit Oel und Damarlack aufgehellt sind. An solchen kann man nun zwar, wie ich schon vorher gezeigt hatte, die achromatischen Spindeln auch bei Salamandra sehen, aber nur recht undeutlich und nicht bei allen Exemplaren. Ich hatte deshalb bereits die Untersuchung in Glycerin und besonders in Wasser empfohlen. Mit Hülfe meiner jetzigen Behandlungsweise sehe ich die Spindeln an allen geeignet liegenden Figuren in den Präparaten, und mit Rücksicht auf ihr sonstiges Vorkommen halte ich den ganz allgemeinen, unten citirten Satz fest, den ich früher (36) aufgestellt hatte [1]) und dem sich STRASBURGER dann insofern vollständig angeschlossen hat (132 a, S. 371), als er gleichfalls das allgemeine Vorkommen der Spindelfäden annimmt.

Dagegen hat STRASBURGER bezüglich der Herkunft der achromatischen Fäden jetzt die Ansicht angenommen, welche in etwas anderer Form früher von H. FOL nach Studien an Eizellen aufgestellt war und dahin ging, dass die Fäden der Spindel aus der Zellsubstanz stammen sollten, eine Ansicht, die aber inzwischen von FOL selbst wieder verlassen worden war.[2]) Die Gründe STRASBURGER's

1) a. a. O. S. 222: „In der Theilungsmetamorphose des Zellkerns sondern sich in demselben zwei morphologisch unterscheidbare Figuren (chromatische und achromatische). Die eine nimmt sämmtliches Chromatin des Kerns auf und stellt die tingirbare Fadenfigur dar. Die andere besteht aus Achromatin.“

2) Für das Historische über die Gestaltung der Ansichten in diesem Punkt siehe die Literaturbesprechung.



für diesen Meinungswechsel werden unten (Pflanzenzellen) zu erwägen sein.

Bei Thierzellen, ausser Eiern, war den ersten Anfängen der chromatischen Figur noch Niemand nachgegangen. Um dies zu versuchen, habe ich zunächst ein ziemlich mühsames Durchprobiren von Reagentien vorgenommen, um solche zu finden, die hier die achromatischen Fäden, bei sonstiger guter Erhaltung, am deutlichsten machen. Dafür zeigte sich besonders geeignet Chromsäure mit schwachem Essigsäurezusatz (vergl. Reagentien, woselbst auch andere Mittel erwähnt sind), verbunden mit Hämatoxylinfärbung; es ist dies zugleich bis jetzt das einzige mir zustehende Mittel, welches neben den Specialitäten der Kernfigur auch die Strahlungen in der Zellsubstanz bei den Amphibienzellen deutich erhält. Die Fig. 34 bis 40, 42, 43 und 45 sind nach so behandelten Objecten gezeichnet; ich bemerke gleich, dass sie nur eine kleine Auswahl darstellen, indem ich die betreffenden Phasen in Hunderten von Exemplaren von vielen verschiedenen Individuen vor mir gehabt und grossentheils conservirt habe.

An solchen Präparaten zeigt sich das Hämatoxylin, wie so vielfach, als keineswegs reines Kernfärbemittel, indem zwar vorwiegend die chromatische Figur, aber mit etwas blasserem grauvioletten Ton auch das Fadenwerk der Zellsubstanz, die Polradien und die achromatischen Fäden gefärbt sind. Dies erleichtert bei Anwendung des Farbenbildes ungemein das Studium der letzteren Structuren.

Die Osmiumgemische (s. Reagentien) stellen oft, aber etwas inconstant, die achromatische Spindel sehr hübsch und scharf dar (Fig. 41), lassen aber die Polarstrahlung und die Structur der Zellsubstanz meist ganz oder fast unkenntlich.

Für die Verfolgung des Erscheinens der achromatischen Spindel gehe ich von Stadien aus, wo noch keine Spur davon zu finden ist, Fig. 33 und 35, Kernfiguren, welche durchsegmentirt, aber noch von der Form des ruhenden Kerns und von einer deutlichen Kernmembran umschlossen sind.

In diesen sieht man, wo sie locker genug gebaut sind, zwischen den chromatischen Fäden blasse Stränge, die ich, dem Aussehen entsprechend, granulirt gezeichnet habe, ohne entscheiden zu wollen, ob sie wirklich aus Körnern oder aus geknickt laufenden Fädchenstructuren bestehen. Bei manchen der Figuren (35) findet man eine dichtere Schicht so beschaffener Substanz (ich habe auch nur Körnchen gezeichnet) dicht unter der Kernmembran, jedenfalls aber noch innerhalb des Kernraums, wie die Einstellung am Profil deutlich zeigt.

Fig. 33 stammt vom Säugethier; wie man sieht, sind hier trotz der geringen Grösse des Kerns, Dank der lockeren Lage der chromatischen Fäden, die blassen Massen noch leichter erkennbar, wie bei Salamandra.

In manchen Figuren dieser Stadien, bei welchen eine Kernmembran noch deutlich vorliegt (Fig. 34), unterscheidet man nun an zwei Stellen in der Figur eine unverkennbare, wenn auch meist unordentliche, radiäre Anordnung der blassen Stränge. Nur liegt, wie es bei der gerundeten oder flach ellipsoiden Form der Figuren erklärlich ist, oftmals nur die eine dieser Strahlungen recht deutlich von der Fläche vor, während die andere, an der entgegengesetzten Seite liegend, in der Verkürzung erscheint und deshalb nicht immer einen deutlich radiären Eindruck macht (Fig. 36 und 34, nach links unten zu).

An Figuren wie Fig. 36, die keine Kernmembran mehr aufweisen, aber noch etwa die Totalform eines ruhenden Kerns haben (vergl. auch Fig. M im Text, S. 218), und wo die Fäden schon lockerer liegen, wird dies um so deutlicher.

Die Centren, auf welche sich diese blassen unregelmässigen Sterne richten, liegen jedenfalls dicht an der Kernmembran, wo solche noch vorliegt. Es ist in Figuren wie Fig. 34 sehr schwer zu sagen, ob diese Centren innerhalb oder eben noch ausserhalb der Membran ihre Stelle haben, worüber gleich mehr. Das aber ist leicht zu sehen, dass die blassen Stränge oder Körnerreihen, die von diesen Centren ausstrahlen, sich in das Innere der Figur hinein fortsetzen; man kann sie zwischen den Windungen der chromatischen Fäden oft weithin verfolgen, wie dies in Fig. 34 u. 36, so gut es in der Papierebene ging, angedeutet ist.

Dass die Centren dieser undeutlichen Strahlung die Theilungspole sind, lässt sich a priori schon denken und ergiebt sich aus dem Folgenden. Denn wenn man zu Figuren geht, die noch weiter gelockert sind und den Uebergang zu Sternformen bilden (Fig. 37), so sieht man zwei unverkennbare blasse Sterne, jetzt mit regelrecht geraden Fädenstrahlen. Die einen dieser Strahlen richten sich in das Innere der Kernfigur hinein, die anderen ziehen in die helle Innenportion der Zellsubstanz hinaus, von der oben die Rede war, und gehen über in ihre Strangwerke (vergl. weiter Fig. 38).

Bilder, wie Fig. 37 und 38, findet man äusserst häufig in allen flachzelligen, an Theilungen reichen Thiergeweben. Man wolle sich zunächst klar machen, dass man hier schräg auf die Theilungsaxe von ziemlich platten Zellen sieht; das Schema Taf. VIII, Fig. 1 r, welches etwa die Zelle der Fig. 37 oder 38 in der Kantenansicht darstellen soll (vergl. die zugehörige Erklärung), wird dies leicht

erläutern. Eine achromatische Spindel geht jetzt mitten durch die Figur; bei hoher Einstellung hat man ihren einen, bei tiefer den anderen Pol. Bei beiden Einstellungen sieht man die Strahlung, welche von jedem Pol in die Zellsubstanz greift, aber schon bei geringem Wechsel der Einstellung sieht man auch die blassen Fäden der achromatischen Spindel, die divergirend gegen die Mitte der Aequatorialebene gerichtet liegen. Die Fäden der Spindel sind bei dieser Behandlung (Chrom-Essigsäure, Hämatoxylin) von ziemlich dem gleichen Färbungsgrad und Aussehen, wie die in die Zellsubstanz ziehenden Strahlen, die letzteren aber doch meistens weniger geradlinig, mehr granulirt erscheinend, oft varicös. In die dichtere Aussenschicht des Zellkörpers lassen sich die Radien nicht verfolgen, ebenso wenig in den späteren Stadien (Fig. 39—45).

Wenn man aber Osmiumsäure oder Gemische davon mit Chromsäure und Essigsäure anwendet, so bekommt man zwar scharfe und zierliche Bilder der achromatischen Spindel (Fig. 41), aber man sieht meist keine Spur, höchstens eine schwache Andeutung von der Strahlung in der Zellsubstanz.

Um zu den Bildern der Fig. 37 und 38 zurückzukehren: solche Figuren sind etwas sehr häufiges; chromatische lose Knäuel, entweder mit zwei hellen Flecken darin, die ohne Sichtbarmachung der achromatischen Figur leer aussehen (Fig. 37), oder mit zwei offenen Buchten, die von entgegengesetzter Seite hineindringen (Fig. 38). Es ist also klar, dass diese hellen Stellen überall die Schrägansichten der Pole und der achromatischen Spindel sind, und dass die letztere durch die schmale Mittelbrücke des chromatischen Knäuels hindurch (vergl. im Centrum beider Figuren) von Pol zu Pol zusammenhängt. — Solche Bilder sind mehrfach gesehen [1]), konnten aber ohne nähere Kenntniss der achromatischen Figur nicht ihrer wahren Natur nach gedeutet werden. —

Zum Verständniss der Figuren ist noch Eines anzufügen: in Fig. 37 und 38, auch weiter in 42, 43, sind im Centrum der Kernfigur die achromatischen Spindelfäden gezeichnet, als ob sie hier mit freien Enden aufhörten. Dies ist aber nicht als reell zu nehmen; man kann hier die Fäden nicht weiter centralwärts verfolgen und keinen sicheren beiderseitigen Zusammenhang feststellen, lediglich deshalb, weil die Fäden und Reflexe der chromatischen Figur hier die achromatische verdecken. Darum habe ich naturgetreu die Fäden

---

1) Dahin gehören z. B. meine eigene Fig. 8, Taf. XVII, **34**, Fig. 6, 7, Taf. VII, **36**; wahrscheinlich Fig. 18, 19 bei Klein (74); sicher Retzius' Fig. 12, vielleicht auch 7, 9 u. a., bei denen letzterer an Varianten der Sternform gedacht hat.

der letzteren nur soweit gezeichnet, als sie sicher zu verfolgen waren; man darf daraus nicht schliessen, dass sie hier etwa mit freien Enden vorwüchsen. Es ist vollkommen möglich, *dass von vornherein die achromatische Figur von Pol zu Pol continuirlich angelegt wird.*

Unten wird zu erörtern sein, wie sich die eben beschriebenen Befunde zu denen bei anderweitigen Objecten, besonders pflanzlichen und Eiern stellen. Zunächst soll hier nur erwogen werden, wie man sich nach meinen Befunden am einfachsten die Entstehung der achromatischen Figur bei den Amphibien wird denken können, und das wird, scheint mir, nach folgenden Gesichtspunkten zu geschehen haben.

Ob die Theilungspole in Figuren, wie Fig. 34, aussen von der Kernmembran oder innen von ihr, oder etwa gerade in ihr liegen, ist, wie gesagt, hier bis jetzt nicht zu eruiren. Ich will hier voraussetzen, dass sie aussen lägen, weil dies nach den Erfahrungen bei Eizellen durchaus annehmbar ist; jedenfalls befindet sich auch dann der Polpunkt hier dicht an der Kernmembran.

Die blassen, körnig erscheinenden Stränge aber, die sich in Stadien, wie Fig. 34, schon zu diesen Punkten radiär orientirt zeigen, liegen ohne Frage innerhalb der Knäuelfigur.

Zunächst könnte man noch die Frage aufwerfen, ob diese Stränge natürlich existiren, oder ob sie etwa als Gerinnungsproducte im Kernsaft entstehen. Für das letztere existirt aber kein plausibler Grund; denn die betreffenden blassen Stränge in dem Knäuel werden durch genau dieselben Behandlungsmethoden (in specie Chrom-Essigsäure) deutlich gemacht, wie die achromatische Fädenspindel und die Polradien im Zellkörper, und die beiden letzteren Dinge kann Niemand für ein Artefact halten. Ferner spricht doch auch die radiäre Orientierung der blassen Stränge zu den Polen entschieden gegen blosse Gerinnungen. Besonders aber spricht dagegen, dass man in den späteren Stadien, wo die achromatische Spindel schon dasteht (z. B. Fig. 37, 38, 39, 42), im Bereich der chromatischen Figur, zwischen ihren Schleifen, bei gleicher Behandlung keine solchen blassen Stränge findet; und hier ist doch auch flüssige oder sehr weiche Masse, in welcher Gerinnungen zu Stande kommen könnten.

Damit scheint mir die Zurückführung der blassen Stränge in den Knäueln auf Gerinnungsproducte abgewiesen. Und dann kann man für die Entstehungsweise der achromatischen Spindel zwei Möglichkeiten aufstellen:

1. Entweder die Fäden der Spindel entstehen aus den blassen Strängen, die man in den Knäueln (wie Fig. 33, 34, 35) sieht. Es ist eine Attraction oder doch eine irgend wie richtende Kraft von Seiten der Pole im Spiel, welche sich innerhalb

der Knäuelphase verstärkt und diese Stränge als Radien gegen die Pole configurirt, so dass dieselben, im Anfange dieses Processes, noch ungenau radiäre Ordnung zeigen, später immer regelmässigere und geradlinigere annehmen. — Eine gleiche richtende Kraft üben die Pole aber auch auf die umgebende Zellsubstanz; sie wird gleichfalls radiär zu ihnen orientirt, und dies giebt die polare Zellstrahlung. — Die achromatische Kernmembran [1]) wird von den Stadien Fig. 34 ab deconstituirt zu losen Strangwerken, welche mit denen, welche sich jetzt im hellen Innentheil des Zellkörpers darstellen, in continuirlichem Zusammenhang stehen und bleiben, und von ihnen, in Figuren wie 37 und 38, nicht weiter zu unterscheiden sind.

Diese Anschauung ist, so viel ich sehe, jedenfalls in keinem Widerspruch mit einem der Befunde, die an diesen Objecten thatsächlich zu machen sind.[2]) — Die Masse der blassen körnigen Stränge in Figuren wie 33, 34, 35, 36 ist, so weit sich schätzen lässt, vollkommen gross genug, um die achromatische Spindel zu liefern; man braucht nur etwa Fig. 39 oder 42 mit 34, 41 mit 36 zu vergleichen (dies sind etwa entsprechende Vergrösserungen). Ich bitte dafür noch zu berücksichtigen, dass die blassen Stränge in 33—36 in den Zeichnungen nicht einmal alle angegeben sind; bei höherer und tieferer Einstellung waren in diesen Figuren noch mehr zu sehen, die, um Verwirrung in der Zeichnung zu vermeiden, weggelassen sind.

Auf die Frage, woher diese achromatischen Stränge stammen, würde sich die Antwort ergeben: aus den geformten Theilen des ruhenden Kerns, also den Gerüsten und Nucleolen. Es ist im zweiten Abschnitt annehmbar gemacht, dass diese Theile nicht ganz aus Chromatin bestehen, sondern aus einer achromatischen Grundmasse, in welche das Chromatin, eventuell in Form der Pfitzner'schen Körnchen, eingelagert ist. Die Knäuelform der Theilung lässt sich aus der Structur des ruhenden Kerns nicht wohl anders ableiten, als durch die Annahme [3]), dass das unregelmässige Bälkchengerüst des Ruhezustandes allmählich sich zu einem Fadengeflecht von gleicher Dicke, gleichmässigen Windungen, gleichmässigem Windungsabstand umformt (vergl. Fig. 29a, Taf. IIb mit 31b oder 32). Es ist vollkommen denkbar, dass hierbei das Chromatin in den Knäuelfäden verdichtet angehäuft wird, und achromatische Substanz sich davon

1) Welche vielleicht, wie im zweiten Abschnitt besprochen wurde, nur einer verdichteten Grenzschicht der Zellsubstanz gegen den Kern entsprechen mag.

2) Und ebenso wenig mit anderen, s. unten.

3) Vergl. **34**, S. 363, 368 ff., nur dass ich damals noch glauben konnte, dass es auch im Kernsaft chromatische Substanz vertheilt gebe.

trennt, die nun daneben, zwischen die Knäuelwindungen zu liegen kommt und hier die blassen Stränge der Figuren 33—36 formirt.[1])

Nach dieser Auffassung entstände also die achromatische Figur mit aus dem Kern.

2. Oder die Fäden der Spindel entstehen nicht aus dem Kern, sondern sind aus der Zellsubstanz abzuleiten, wachsen aus dieser in den Kern hinein.

Dies entspricht der neuen Annahme STRASBURGER's (132 a). Die Gründe, mit denen er sie bei pflanzlichen u. a. Objecten gestützt hat, berücksichtige ich später und untersuche hier nur, was an den eben besprochenen Figuren rein sachlich dafür oder dagegen sprechen kann.

Dafür spricht, so viel ich urtheilen kann, eigentlich an diesen Objecten nichts. — Der Grösse und Masse nach lässt sich die Spindel hier, wie schon gesagt, schätzungweise ganz wohl aus der Masse jener blassen Stränge in den Knäuelformen ableiten. — Man kann geltend machen, dass sich die Spindelfäden gegen Tinctionen ähnlich wie die Zellsubstanz, anders wie die chromatische Figur verhalten. Aber dies thun auch die blassen Stränge, welche in Fig. 33—35 zwischen den chromatischen Fäden sichtbar sind, und diese Stränge sind gewiss nicht aus der Zellsubstanz in den Kern gewachsen, da er in diesen Stadien noch seine vollständige Membran hat; wenigstens wäre es eine reine Hypothese, wenn man dieser Membran Poren geben und die Stränge jetzt schon von überall her durch solche hineindringen lassen wollte. — Endlich, freie centrale Enden der achromatischen Fäden, wie sie bei einem „Hineinwachsen" postulirt und ein Beweis zu seinen Gunsten sein würden, lassen sich in Figuren wie 36—38 nicht feststellen; allerdings, bei der Zartheit der Fasern und der Verdunklung durch die chromatische Figur, auch nicht ableugnen.

Gegen eine Abstammung der Spindel aus der Zellsubstanz spricht an diesen Objecten Folgendes.

a) Die Fäden der achromatischen Spindel verhalten sich nicht so und reagiren nicht so, wie die Radien, die von den Polen in die Zellsubstanz gehen und jedenfalls der letzteren angehören. An gefärbten Chromessigsäurepräparaten sind allerdings beiderlei Fäden ziemlich gleich tingirt, die Polradien nur etwas weniger regelmässig gestreckt und geformt. An gutgefärbten Osmiumpräparaten aber (wie Fig. 41) sind die Spindeln zwar untingirt, aber scharf und deutlich

1) Hiermit ist nicht ausgeschlossen, dass die chromatischen Fäden in sich auch noch Reste von Achromatin enthalten können; was vielmehr aus einigen Befunden (Brücken bei der Segmentirung; PFITZNER's Befunde, s. oben) wahrscheinlich wird.

ausgesprochen, von den Polradien aber ist an solchen nichts oder nur schwache Andeutungen zu sehen. Die Spindelfasern zeigen sich an solchen Objecten offenbar stärker lichtbrechend als die Polradien.

b) Wenn man trotzdem annehmen will, dass die Spindelfasern aus der Zellsubstanz in den Kern hineinwachsen, so muss man auch annehmen, dass sie dabei hier alle durch einen Punkt, den Pol, hindurchwachsen. Denn in Figuren, wie 34 und 36, sind ja schon deutliche radiäre Anordnungen der blassen Stränge zu den Polen vorhanden; diese Stränge, wenn sie hineingewachsene Protoplasmafäden wären, müssten also alle concentrisch wachsend den Pol passirt haben oder von ihm ausgeschickt sein, durch die Kernmembran (die ja noch vorhanden ist) hindurchgedrungen und divergirend in den Kernraum gewachsen sein, und müssten sich weiter mit ihren Antipoden in der Mitte treffen. Es scheint mir sehr schwer vorstellbar, wie so zarte Stränge in solcher Weise protrudirt werden, und wie sie alle fast in einem Punkt durcheinander oder nebeneinander vorbeigeschoben werden sollten.

c) Auch das Massenverhältniss kommt in Betracht. Wenn man, unter Zugrundelegung der Durchschnittsgrösse einer Kernfigur, schätzungsweise die Summe nimmt einerseits der chromatischen Fäden und blassen Stränge in Figuren wie Fig. 34, und andererseits die Summe von chromatischer Figur und achromatischer Spindel von Fig. 39 oder 43, nebst der Masse der blassen Stränge in Fig. 34, so würde die letztere Masse erheblich grösser sein als die erstere. Wenn also die Spindel, als etwas neu Hinzukommendes, in den Kern hineingewachsen wäre, so müssten jene Stränge dafür irgendwie hinausgekommen sein; denn morphologisch können sie in Fig. 39 ff. nicht gesondert enthalten sein, es ist hier nichts zu sehen ausser Spindel und Sternfigur, und in eins von beiden aufgenommen können sie auch nicht sein, eben wegen des Massenverhältnisses. Die Annahme der extranuclearen Herkunft der Spindelfasern bedingt also die weitere Annahme, dass ein erheblicher Theil geformter achromatischer Substanz des Kerns bei der Theilung in irgend einer Weise ausgeschieden, und dafür eine etwa gleiche Masse aus der Zellsubstanz eingerückt sei. Es fragt sich, ob man eine solche complicirtere Annahme machen soll, so lange eine einfachere möglich bleibt.

Schätzungen der letzteren Art können natürlich niemals ganz genau sein. Ich will ihnen deshalb keinen positiv beweisenden Werth beilegen und will es sogar durchaus möglich lassen, dass Substanz des Zellkörpers, Stränge in dem hellen Innentheil der Zelle (Fig. 37, 38), sowie die Zerlegungsproducte der Kernmembran, die man ja eventuell zur Zellsubstanz rechnen kann — dass also solche Dinge mit zwischen die chromatischen Fäden eindringen und in die Spin-

delbildung mit einbezogen werden können. Ich lasse dies um so mehr als möglich zu, als bei anderen Objecten, Eiern (Taf. VII) und manchen Pflanzenzellen, das Massenverhältniss in der That so zu sein scheint, dass eine Verstärkung der achromatischen Substanz im Kern von aussen her plausibel wird. — Aber immer muss ich dann doch zweierlei festhalten:

1. Wenn ein solches Eindringen von Zellsubstanz in den Kern mitspielt, so ist das kein Hineindringen oder -wachsen von den Polen her, wie es Strasburger hinstellt (132 a, S. 370), sondern es würde sich dabei um eine Vermischung von Zellsubstanz, Kernsaft und achromatischer Kernsubstanz handeln, welche nach Deconstituirung der Kernmembran concentrisch von überall her erfolgt.

2. Wenn in diesem Gemisch die achromatischen Fäden auftreten, sei es durch Streckung schon geformter Stränge, sei es erst durch Neuformung, und in der Art, dass die Spindel gleich im Entstehen ihre Enden in den Polen hat, so kann man das nicht ein Hineindringen der Spindel in den Kern nennen, sondern es handelt sich dabei um eine Formung der Spindel in dem ursprünglichen Raumgebiete des Kerns, zwischen den schon vorhandenen Polen, welche dicht an der Aussengrenze des Kerns aufgetreten waren.

Und deshalb scheint es mir duraus naturgemäss, die achromatische Spindel mit zur Kerntheilungsfigur zu rechnen, ob sie auch Substanz aufnehmen mag, die früher ausserhalb des Kerns war.

Um die Beschreibung der achromatischen Figur zu vervollständigen, ist als wichtig zu bemerken, dass manchmal schon in Stadien wie Fig. 38, deutlicher dann in späteren Formen (39—43) *jedem Pol entsprechend sich eine körperlich differenzirte, stärker lichtbrechende kleine Substanzportion* zeigt, die ich mit v. Beneden (14) und H. Fol Polarkörperchen (corpuscule polaire) nenne[1]), und schon früher erwähnt habe (38, S. 48 ff., Fig. 3, 4, Taf. III). Sie ist hier nur in Fig. 40 als heller Fleck angedeutet, denn bei einer solchen, fast reinen Polaransicht erkennt man ihre körperliche Besonderheit am besten; bei schrägen oder Seitenansichten (übrige Figuren) ist sie auch mit den starken Oellinsen kaum wahrzunehmen. Besonders scharf zeigen sich diese Körperchen oft an Osmium- oder Chrom-Essig-Osmiumpräparaten. Ihre Dimensionen sind zwar so gering, dass man auch hier nicht sicher sagen kann, ob sie eine glatte Oberfläche und Abgrenzung besitzen, oder ob sie blos der Ausdruck des Zusammentreffens der Spindelfäden in einem Punkt sind. Das erstere ist mir aber durchaus wahrscheinlich, denn nach Behandlung mit den Osmiumgemischen bekommt man auch recht häufig Präpa-

1) Nach E. L. Mark (88) „areal corpuscle."

rate, bei denen (anders wie in Fig. 41) *von der achromatischen Spindel nichts zu erkennen ist, dagegen die Polarkörperchen deutlich als mattglänzende, gut begrenzte Portionen zu sehen sind.* Wenn sie blos die Vereinigungspunkte der achromatischen Fäden wären, sollte man erwarten, dass sie sich bei gleichen Bedingungen wie diese verhielten; nach dem eben Gesagten thun sie dies nicht. Wenn man nun aber vollends die relativ viel grösseren Polarkörperchen in Betracht zieht, die bei Eiern vorkommen (z. B. Mark's Zeichnungen von Limax, Fig. 43, 48, 50, Taf. II in 88), so kann man nicht mehr an blosse Vereinigungspunkte der Fäden oder Radien denken.

Also eine wirkliche körperliche Differenzirung der Theilungspole! So räthselhaft die Erscheinung bleibt, scheint sie doch für weitere Verfolgung des Theilungsmechanismus der höchsten Beachtung werth.

3. Phase: Aequatorialplatte: Umordnung (Metakinesis) der chromatischen Kernfigur.

Ueber diese Phase habe ich meiner früheren Beschreibung (34, 36) sehr wenig hinzuzufügen, um so weniger, als Retzius (113) nach sehr sorgfältiger Untersuchung bei Triton meiner Auffassung derselben ganz beigetreten ist, womit ich die Zweifel, die auf anderen Seiten bestanden, zum Mindesten für die Amphibien, für erledigt halte.

Die Bewegung in dieser Phase also ist, kurz gefasst, diese (Schema auf Taf. VIII, s. Erklärung desselben): die Schleifen, nachdem sie vorher in dem Formwechsel des Sterns verschiedentliche Ansätze dazu gemacht haben, formiren sich in der Art in zwei Gruppen, dass ihre Winkel nach den Polen, ihre Schenkel theils schräg, theils senkrecht gegen die Aequatorialebene zu stehen kommen (Fig. 43, Taf. III b). Den Uebergang dazu bilden Figuren wie Fig. 42[1]), wo ein Theil der Schleifen umgeklappt, ein anderer Theil noch in der alten Lage zwischen einander stecken (vgl. Retzius, Fig. 22). Solche Figuren findet man relativ selten, ich habe vielleicht 50 an fixirten und gefärbten Objecten gesehen, von den eigentlichen Aequatorialplatten wie Fig. 43 dagegen viele Hunderte. Das beweist, dass die Umordnung nur kurze Zeit dauert. Auch die folgende Lagerung, Fig. 43, währt nicht lange, auf eine solche Form findet man circa 100 Sternformen. Wenn man eine solche Figur lebend beobachtet (Fig. 1 g, Taf. VI), so sieht man sie spätestens in einer Viertelstunde, meist in wenigen Minuten sich verbreitern (h, i daselbst) und dann in zwei Tochtergruppen (k, l) getrennt werden.

---

1) Vergl. 36, Taf. VII, Fig. 10, 11.

Oft findet man in diesen Formen Fäden von besonders langer, ziemlich geradliniger Ausdehnung und nur nahe dem einen Ende kurz umgeschlagen, also mit erheblich ungleich langen Schenkeln (Fig. 42 hier, vgl. 38, 11, Taf. VII, 15 a, Taf. VIII). Es scheint also die Knickungsstelle, die in der Sternform in der Mitte lag, jetzt am Faden entlang zu schwanken, bis sie später (Fig. 43, 44) wieder ganz oder nahezu in der Mitte anlangt; denn dies geschieht jedenfalls, da die Schleifen der Tochtersterne wieder gleiche, oder doch nahezu gleich lange Schenkel haben.

Am lebenden Object hat die Aequatorialplatte, wenn auch häufig einmal Schleifen schräg nach polarwärts herausrücken, doch zwischendurch durchweg eine regelmässige zusammengedrängte Tonnenform mit wirklich platt abgesetzten Polflächen (Fig. 1 g, Taf. VI), nach welcher ich eben den Namen Aequatorialplatte gewählt hatte. An Reagentienpräparaten findet sich diese Form zwar auch wieder (36, Taf. VII, Fig. 12), aber verhältnissmässig selten, es ist also hier wohl einige Distorsion durch die Reagentien anzunehmen. Am häufigsten sind hier Formen wie Fig. 43.

Die Zahl chromatischer Schleifen ist in diesem Stadium, vermöge der vorhergegangenen Längsspaltung, doppelt so gross als die der ursprünglichen Segmente. Ich mache darauf aufmerksam, dass in Fig. 42, um das Bild nicht undeutlich zu machen, nur etwa zwei Drittel der verfolgbaren Schleifen gezeichnet sind, in Fig. 43 aber fast alle; so macht es scheinbar den Eindruck, als ob erstere Figur ärmer an Schleifen wäre. — Uebrigens ist es bei den meisten dieser Figuren wegen ihres dichten Baues schwer, die Zahl der Schleifen auch nur annähernd abzuschätzen.

Die Dicke der Fäden findet man dem entsprechend in dieser Phase etwa halb so gross wie in den dickstrahligen Sternen, ebenso gross wie in den feinstrahligen; es ist hier für gewöhnlich jedenfalls also die Längsspaltung der Schleifen abgeschlossen, die Spalthälften auseinandergerückt, so dass man die je zwei ursprünglich zusammengehörigen nicht mehr zusammen findet; doch kommen einzelne Aequatorialplatten vor, bei denen die Schwester-Spaltstrahlen noch ganz oder nahezu parallel liegen. Und es mögen auch solche vorkommen, in denen sich die Spaltung noch verzögert hat und die also noch dickstrahlig sind; so wird diejenige aufzufassen sein, die ich in 36, Taf. VII, Fig. 12 gezeichnet habe. Dass dies in einzelnen Fällen vorkommen muss, folgt daraus, dass sich die Längsspaltung sehr selten selbst bis nach der Trennung der Tochterfiguren verspäten kann (34, Taf. XVII, Fig. 9). Das sind aber Varianten.

Um die gewöhnlichen Verhältnisse recht deutlich zu illustriren, die Fädenlängsspaltung, die Trennung der Spaltstrahlen und dadurch

Verdoppelung der Schleifenzahl, zeichne ich S. 234 noch einmal drei Formen nebeneinander, wie sie in einem und demselben Epithelstück dicht bei einander in einem Flächenstück liegen: einen Stern mit durchgehender Längsspaltung der Schleifen, mit PFITZNER'schen Körnern; einen feinstrahligen Stern, bei dem diese Spaltstrahlen auseinandergerückt sind, so dass man die Schwesterfäden nicht mehr alle zusammen findet, und eine Aequatorialplatte, mit Umordnung der Schleifen, in der die Fäden nicht so deutlich gekörnt wie in Nr. 2, und schon um ein Minimum verdickt sind. Daneben die Schleife eines dickstrahligen Sterns zum Vergleich der Länge und Dicke (vgl. Erklärung), und die eines Tochtersterns.

Ich bemerke besonders, dass man solche schöne Exemplare feinstrahliger Figuren nur in Chromsäure-, Pikrinsäure- oder Osmiumpräparaten suchen soll, die recht gute Conservation zeigen. An schlechter conservirten und vollends an solchen, bei denen Essigsäure oder Chromessigsäure angewandt war, quellen die dünnen Strahlen oft so stark, dass sie den dicken an Durchmesser nicht viel nachgeben; und ferner werden die Schwesterspaltstrahlen in Figuren, wie Nr. 2 hier, an solchen fast immer conglutinirt, so dass man anscheinend dickstrahlige Sterne hat.

Die freien Enden der Schleifenschenkel liegen in der Metakinese nach äquatorial beiderseits überall durcheinander und hier und da, wie ich beschrieb, finden sich zwei gegenseitige Enden zusammenhaftend.[1]) Ich habe gleich anfangs geschlossen[2]), dass diese Zusammenhänge keiner primären Continuität der Fäden entsprechen, sondern als secundäre Berührungen und Verklebungen von Fädenenden gefasst werden können.[3])

STRASBURGER, der in seinem letzten Werk als Typus für Pflanzen festhält, dass erst in den Stadien, von denen hier die Rede ist, eine Continuitätstrennung der chromatischen Elemente (Kernplattenelemente) zu Tochterhälften im Aequator stattfinde, hat es mit Grund schwer gefunden, damit meine Auffassung der Verhältnisse bei Thierzellen zu vereinigen (132a, S. 332, 333). Er spricht zwar keinen directen Zweifel dagegen aus, dass, wie ich es beschrieben habe, die chromatischen Schleifen bei Thieren schon in der Sternform des Mutterkerns gesondert sind und sich in der Aequatorialplatte nur umordnen; er führt jedoch an, dass Bilder, die hiergegen und für eine äquatoriale Spaltung in seinem Sinne sprechen, von

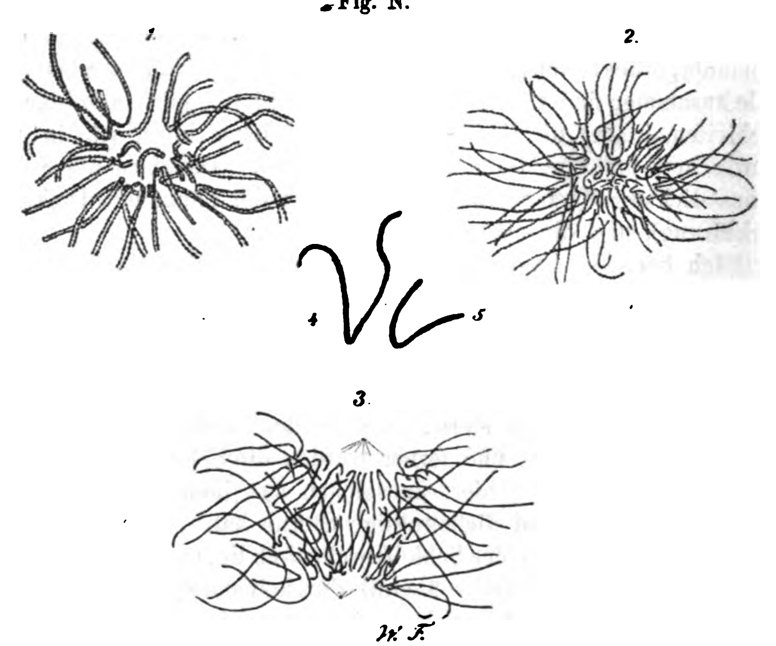
1) Hier nicht gezeichnet; **36**, Fig. 12, 14, Taf. VII, **34**, Fig. 13, Taf. XVII.

2) **34**, S. 383, 384; **36**, S. 205—211; vergl. daselbst Fig. 36, Taf. IX.

3) Falls sie sich nicht zum Theil in derselben Weise deuten lassen, wie nachher bei den Hodenzellen die ähnliche Erscheinung: als eine stellenweise Verspätung in der Längssegmentirung der Fäden.

SCHLEICHER (118) und PEREMESCHKO (103, 105) auch an meinen Objecten (Amphibien) geschildert seien. Dem gegenüber weise ich darauf hin, dass, seitdem RETZIUS (113) bei Triton (PEREMESCHKO's

Fig. N.



Zur Erläuterung der Fädenspaltung und der Fädendicken.

1. Mutterstern (schräg gegen die Axe gesehen. Achromatische Figur nicht erkennbar). Spaltung der Sternstrahlen, Körnelung der Spalthälften.
2. Folgende Form: die Spaltstrahlen durchweg auseinandergerückt, hie und da die Schwesterstrahlen noch annähernd parallel: feinstrahliger Stern. Ansicht ziemlich äquatorial, in der Mitte hat man lauter Verkürzungsbilder von Strahlen, die Einstellung zeigt, dass sie nicht wesentlich kürzer sind als die horizontal liegenden. Dass die Ansicht nicht polar ist, folgt daraus, dass eine helle Mitte (achromatische Figur) fehlt. — Körnelung.
3. Aequatorialplatte: Umordnung der Schleifen. Die Körnelung ist wenig deutlich und feiner wie in den vorigen Figuren, sie nimmt nicht die ganze Dicke der Fäden ein, ist in 3 nicht ausgedrückt.
4. Zum Vergleich: Schleife eines dickstrahligen Muttersterns, an welchem keine Längsspaltung der Fäden zu erkennen ist, fast horizontal liegend.
5. Schleife eines etwas lockeren Tochtersterns späteren Stadiums (etwa wie Fig. 45), horizontal liegend.

Alle bei gleicher Vergrösserung ZEISS $^1/_{18}$, SEIBERT Oc. I. — Die Fädendicken sind genau nach den Präparaten gehalten; im Inneren der Fig. 1. 2. 3. sind der Deutlichkeit zu Liebe nicht alle Fäden und Zusammenhänge eingetragen, so besonders in 3.

Alle Figuren aus einem Chromsäure-Safraninpräparat, Epithel, Mundbodenplatte, Salamanderlarve. Das Epithel hat Kerne von gleicher Grösse.

Die Figuren zeigen: a) dass die Längsspaltung von Fäden wie 4. zu Figuren wie 2. (feinstrahligen Sternen mit doppelter Fädenzahl) führt; b) dass darauf in der Aequatorialplatte die Fäden zwar schon leicht an Dicke wachsen, aber immer noch nicht viel über die Hälfte eines ungespaltenen Strahles kommen; c) dass die Schleifen der Tochtersterne (späteren Stadiums) den ungespaltenen Fäden an Dicke gleichkommen, und d) dass sie etwa halb so lang sind als die Schleifen des Muttersterns.

Object) den betreffenden Vorgang genau so beschrieben und aufgefasst hat, wie ich bei Salamandra.

Eine theilweise Aufklärung dieses Widerspruchs zwischen STRASBURGER und mir lässt sich aber aus dem gewinnen, was unten bei „Hodenzellen“ und „Pflanzenzellen“ zur Sprache kommt.

4. Phase: Sternform der Tochterkerne (Dyaster).

Dieser Name begreift alle Formen der chromatischen Tochterfiguren, welche radiären Bau haben, d. h. eine (genaue oder ungefähre) Centrirung zu den Polen besitzen. Das trifft für alle Formen zu von Fig. 1 k bis 10 auf Taf. VI, Fig. 44 und 45 Taf. IIIb.

Einige Schemata dieser Figuren (Taf. VIII) sind in der Art mathematisch gedacht, dass die Halbirungslinie eines jeden Schleifenwinkels den zuständigen Pol schneidet. Darunter ist nicht zu verstehen, dass die Figuren sich stets genau so verhalten; so finden sich vielfach unordentlichere, gebogene Lagen der Fäden; in manchen, besonders den früheren Formen würden die Halbirungslinien mancher Schleifen am Pol vorbeigehen (Fig. 1 k, l, Taf. VI), aber das Schema bleibt zulässig, denn Niemand, der solche Figuren studirt, kann zweifeln, dass hier irgendwelche Kräfte vorhanden sind, welche so wirken, dass die Schleifen mehr oder weniger genau zu den Polen centrirt gestellt werden.

Die Zahl der Schleifen ist, wie sich aus dem Vorigen von selbst ergiebt, in jedem Tochterstern ebenso gross wie in einem Mutterstern, der noch keine Längsspaltung hatte. Durch diese sind sie verdoppelt. Man könnte daran denken, dass von den beiden Schwesterspaltstrahlen eines jeden Fadens (wie in Fig. 40, 41) der eine für den einen, der andere für den andern Tochterkern bestimmt wäre. Einstweilen würde dies nicht zu beweisen, auch nicht zu widerlegen sein.

Kurz nach der Trennung sind die Tochtersterne an den meisten Zellenarten locker gebaut, leicht zu durchblicken, und bei schrägen Ansichten (Fig. 44) sieht man die deutlichsten centralen (d. h. jetzt polaren) Umbiegungen und erkennt die Schleifenform. Dies dauert aber nicht lange, man trifft also nicht oft solche Figuren. Später (Fig. 45) rücken die Schleifen enger zusammen, es lassen sich dann centrale (polare) Umbiegungen nur noch an einzelnen Stellen, besonders bei schrägen oder Polaransichten sehen. Die Hodenzellen sind wegen lockerer Lage dieser Formen hierfür günstig (s. unten Fig. 74 b, vgl. Erklärung). Weiter werden die Figuren oft sehr eng, es lassen sich aber bei jedem gut conservirten Präparat gegenseitige Verschmelzungen der Schleifenwinkel ausschliessen, indem man auch

in dichten Figuren, wie Fig. 45, im Farbenbild keine homogene Masse sieht, sondern lauter dicht gedrängte optische Quer- und Schrägschnitte von gleichen Durchmessern.

Wo man nun aber etwas lockerere Tochtersterne dieser späteren Stadien hat und einzelne Schleifen bei ziemlich horizontaler Lage beider Schenkel deutlich abgrenzen kann, ergiebt sich, dass die Schleifen, beide Schenkel zusammengerechnet, viel kürzer geworden sind, als in den vorhergehenden Formen Fig. 44. Sie sind jetzt durchschnittlich halb so lang, wie eine ganze Schleife in den Muttersternen mit dicken ungespaltenen Strahlen (Fig. 39; vgl. Fig. N, S. 234, 4, 5). Dabei sind sie aber etwa so dick wie diese (s. ebenda), haben gegen Fig. 44 und 43 erheblich an Durchmesser zugenommen. Schätzungsweise ist das Gesammtvolum einer solchen kurzen, dicken Tochterschleife etwa eben so gross, wie das einer der längeren Schleifen in Fig. 42—44, oder einer der gekörnten Spalthälften der Schleifen in Fig. 41.[1])

Dies Verhalten kann nicht wohl anders erklärt werden, als durch die Annahme, dass die Spaltstrahlen der Mutterschleifen, also die künftigen Tochterschleifen, nachdem sie im feinstrahligen Stern auseinandergerückt sind, sich in den folgenden Phasen verkürzen und dafür entsprechend verdicken. Die Reihe der Figuren 41—45 illustrirt dies wohl hinreichend. In dem Umordnungsstadium (Fig. 42 u. 43, vgl. auch Fig. N, S. 234, 3) beginnt bereits diese Verdickung und es ergeben sich in diesen Stadien und denen der Fig. 44 auch schon die Segmente um ein Theil kürzer, als in den Spaltsternen (Fig. 41).

Es ist hier noch anzumerken, dass man zuweilen, aber doch recht ausnahmsweise, in Formen wie Fig. 44 in Aequatorialplatten, Muttersternen, ja in solchen wie Fig. 38 einzelne Segmente findet, die viel kürzer sind als alle übrigen. Jedenfalls ist dies nichts Reguläres; man muss es möglich lassen, dass es sich dabei wirklich um eine vitale Abtrennung kleinerer Segmente handelt, wahrscheinlicher ist es mir aber, dass die Sache auf einer künstlichen Zerfällung durch die fixirenden Reagentien beruht.

Für Beurtheilung der Fädenlängen und Dicken hebe ich nochmals allgemein hervor, dass man sich dafür an die besten und reinsten Fixirungen halten muss. Quellungen, wie sie Essigsäure, aber auch andere Mittel bewirken, stören dabei natürlich sehr, weil ihr Grad ganz verschieden ausfällt, und ich habe mir die mitgetheilten

1) Man muss für diese Vergleiche natürlich Gewebe mit etwa gleich grossen Kernen wählen. In Fig. 40 z. B. (Bindesubstanzkern) sind die Schleifen überhaupt etwas kürzer, in der Figur ausserdem die meisten schräg gesehen und also in der optischen Verkürzung gezeichnet.



Anschauungen nur dadurch gesichert, dass ich ein sehr grosses Material von verschieden gut fixirten Objecten studirt und verglichen habe.

Ferner kommt natürlich auch in Betracht, dass man die Länge eines Fadens (resp. einer Schleife) nur dann gut abschätzen kann, wenn er ganz oder ziemlich parallel dem Objecttisch liegt. Einigermaassen kann zwar auch bei anders liegenden die Schraube mit aushelfen, besonders im Farbenbild; für sichere Schätzungen aber muss man sich an horizontal liegende Schleifen halten.

Die Erscheinung des Dickerwerdens der Tochterfäden hat mich früher zu einer Ansicht geführt, die ich nicht weiter vertrete, nachdem ich nähere Erfahrungen darüber gesammelt und jetzt von Retzius (113) mit Recht darin corrigirt worden bin. Ich nahm, freilich nur vermuthungsweise an, dass in den Tochtersternen die früher durch Längsspaltung getrennten Parallelfäden wieder der Länge nach mit einander verschmelzen. Dazu bin ich, ausser durch die eben besprochene Verdickung, besonders durch die oft sehr dickstrahligen Tochtersterne bei den Hodenzellen geführt worden, sowie dadurch, dass sich hier Tochtersterne von äusserst geringer Schleifenzahl finden. Aber wie im Folgenden (s. Hodenzellen) erwähnt wird, lassen sich dieselben durch Quellung, sowie durch Conglutination von Spaltstrahlen erklären. In den dichten Tochtersternformen (Fig. 45) ist es zwar nicht mehr möglich, die Fädenzahl zu bestimmen oder genauer zu schätzen, ich muss aber zugeben, dass kein Grund vorliegt, sie hier nur halb so gross anzunehmen, als in Figuren wie 44, und, hiernach ist die Annahme einer Wiederverschmelzung der Spaltstrahlen durch nichts motivirt.

Von mehreren Seiten — Strasburger (132 a) u. A. — ist an anderen, namentlich pflanzlichen Objecten eine Verschmelzung der gesammten Elemente der Tochterfigur an der Polseite angenommen worden, als in Stadien erfolgend, die der Sternform bei Wirbelthieren entsprechen würden (z. B. Fig. 66, Taf. IV b). Dies ist für die letzteren in Abrede zu nehmen und, wie mir scheint, noch nirgends erwiesen. Die Gründe, die dagegen in Betracht kommen, finden gleich noch bei der Knäuelform Besprechung.

Angesichts der Verhältnisse bei Echinodermeneiern (s. unten) und bei den folgenden Knäuelformen der Tochterkerne halte ich es für möglich, dass in den engen Sternformen, wie Fig. 45, Trennungen der Schleifen an ihren Winkeln vor sich gehen. Bei jenen Eiern nämlich (38) fand ich in dem Stadium, welches der Tochtersternform entspricht (Taf. VII, Fig. 9, 9 a hier), dass hier ein Theil der Elemente nicht Schleifen sein können, sondern geradlinige Stäbchen, wie dies besonders die Polaransicht (9 a) ergiebt, in der man als

optische Querschnitte zum Theil einfache Punkte sieht. Bei den Eiern habe ich mir dies durch eine Trennung der Schleifen an den Winkeln erklären können, die in der Sternform geschieht, weil ich in den gleich folgenden Formen (Tochterknäuel, Taf. VII, Fig. 10) die gekrümmten Fäden halb so lang fand als eine Mutterschleife (z. B. Fig. 8). Darauf hin habe ich nun Knäuelfiguren von Salamandra wie Fig. 46 näher geprüft und finde auch hier, — wo überhaupt diese engen Figuren hier und da deutlichen Einblick zulassen — so kurze Fadenstücke, dass man auch hier an eine Trennung der Schleifenwinkel denken kann (einige Segmente in Fig. 46). Da aber möglicherweise in diesen Knäueln schon wieder eine Verschmelzung von Enden der Fädenstücke im Gange ist, so kann man sich nicht wundern, hier zugleich auch längere Stücke zu treffen.

5. Phase: Knäuelform der Tochterkerne. Dispirem.

Gegen das Ende der Sternform werden die Fädenlagen in den Tochterkernen mehr gewunden; anfangs ist der Typus noch deutlich radiär, wie man bei schrägen oder polaren Ansichten sieht, und bei solchen erkennt man auch immer eine helle Mitte, dem Polende der achromatischen Spindel entsprechend, falls nicht Verquellung durch Reagentien sie geschlossen hat. (Auch an der lebenden Figur sichtbar: Taf. VI, Fig. 1 r, s, t, untere Tochterfigur.) Dies sind die Formen der Tochterkerne, die ich früher Kranzformen nannte (Fig. 17, Taf. XVII in 34); für die Form passt der Name durchaus, als typische Phase braucht er aber hier so wenig wie beim Mutterkern eingereiht zu werden. Dann verengern sich die Windungen (Taf. VI, Fig. 1, s, t, entsprechend Fig. 46, Taf. III b).

Die lebendigen Tochterkerne sehen jetzt aus, wie höckerige, matt glänzende Klumpen, als wäre alle Fädenstructur darin verwischt und eine innerliche Verschmelzung vor sich gegangen (Fig. 22 a, Fig. 21, Taf. II a). — In diesen Glauben sind andere Untersucher, namentlich an pflanzlichen Objecten, verfallen.[1]) Bei Salamandra ist eine derartige Verschmelzung leicht zu widerlegen, was ich schon vor 4 Jahren gethan habe.[2])

Nichts kann schlagender sein, als die directe Beobachtung der Essigsäurewirkung auf einen solchen, scheinbar homogenen leben-

1) Peremeschko, Strasburger, Balbiani a. a. O., seitdem auch Andere.

2) 34, S. 388. Ich wiederhole die Angabe hier nur, weil man sie unberücksichtigt gelassen hat; denn sonst würde man nicht nach dem blossen Anschein, den frische oder andere Präparate bei viel kleinkernigeren Objecten geben, von Verschmelzung der Tochterkerne in der Art reden können, wie dies von Seiten Strasburger's unbedenklich geschehen ist.



den Tochterkern. Wenn man ein Paar von solchen mitten im Sehfeld hat, Säure einsaugt und deren erste Wirkung am Rand des Sehfeldes an den ruhenden Kernen eintreten sieht, indem sich ihre Gerüste rasch verschärfen, so gebe man nun rasch Acht auf das Tochterkernpaar. Im Zeitraum von wenigen Secunden tritt in den blassen weissglänzenden Klumpen die scharfgezeichnete Sculptur hervor (Fig. 22 b), die vollständig den Osmium-Chromsäure- u. a. Präparaten (Fig. 46) entspricht. Wollte man etwa annehmen, dass diese regelmässigen Fadenknäuel durch alle diese Reagentien erst künstlich in einem homogenen Klumpen entständen, so würde dies ganz unhaltbar werden durch den Vergleich der Mutterkernfiguren. Denn hier ist das Knäuelstadium, das den Tochterfiguren Fig. 22, 46 in vergrössertem Maassstabe entspricht (Fig. 32, 34, 19), auch in der lebenden Zelle deutlich als Fädenknäuel zu erkennen; weil hier eben die Fäden weiter von einander entfernt liegen. Es begreift sich leicht, dass dieselben in dem Tochterkern, wo sie sehr nahe zusammen lagern, bei der Blässe des Objects, dem geringen Brechungsunterschied der Fäden und ihrer Zwischenmasse, an ihren Grenzen unkenntlich werden. Ganz das Gleiche haben wir, wenn wir beim Mutterkern auf die ersten Anfänge der Kinese zurückgehen (Fig. J, S. 201), in denen die Fäden noch sehr eng gedrängt liegen; hier sieht die chromatische Figur lebend auch wieder wie ein blass granulirter Klumpen aus (vergl. 34, Taf. XVI, Fig. 1), während jedes gute Fixativ zeigt, dass sie ein Fadenknäuel ist.

Aber diese Formen haben so enge Windungen, dass diese sich wohl vielfach berühren, und dass nur ein wenig Verquellung durch Reagentien dazu gehört, um sie zu homogenen höckerigen Klumpen zu machen. Auch bei der vorher beschriebenen Essigsäurewirkung tritt nach einiger Zeit meist das letztere ein. Ich habe schon lange darauf verwiesen, dass man an gefärbten Präparaten aus verschiedenen Reagentien massenhaft solche homogen-klumpige Tochterkerne finden kann, *aber sie sind um so häufiger, je weniger gut es überhaupt mit der Conservation der Kernfiguren bestellt ist*; wo diese recht elegant ist, findet man auch fast alle Tochterknäuel so beschaffen, wie Fig. 46 zeigt.

Man kann auch an derartigen Figuren, welche noch enger zusammengedrängt sind, wie die genannte und wo kaum noch nennenswerthe Lücken zwischen den Fäden bleiben, durch eine einfache optische Betrachtung feststellen, dass letztere nicht verschmolzen sind; und damit komme ich zugleich auf die Sternformen zurück (Fig. 45) und die angeblichen Verschmelzungen, welche diese nach Anderen an der Polseite erleiden sollen, für welche ganz das Gleiche gilt. Es giebt hier an den Polseiten und dort oft durch den ganzen

Knäuel hindurch Stellen genug, wo jede Lücke durch Fädenstücke verdeckt wird, und wo man an einem Tinctionsobject also eine compacte gefärbte Masse vor sich zu haben glaubt; man besehe aber eine solche Stelle mit einem Oelsystem im reinen Farbenbild, und sofort zeigt sich, dass die anscheinend compacte Stelle aus lauter optischen Quer- und Schrägschnitten von gleichem Durchmesser zusammengesetzt ist, welche sich freilich so gut wie berühren. Das ist aber keine „Verschmelzung." Ich zeichne dies, so gut es sich auf der Fläche ausdrücken lässt, in Fig. 45, sowie in Fig. 67, Taf. IVb, 66, 67, 68; letzteres sind Pflanzenkerne, bei denen die chromatischen Fäden erheblich feiner sind, als bei Amphibien.

Bei Triton verhält es sich hiermit nach Retzius' genauer Untersuchung gerade so, wie bei Salamandra (113, S. 120, 121).

Bei alledem lässt sich kein absoluter Beweis dagegen nennen, dass die Tochterkerne vielleicht hier oder bei anderen Organismen auf eine kurze Zeit wirklich homogen würden; nur ist dies bei den Amphibien nach Allem, was eben gesagt wurde, recht unwahrscheinlich, und die Schlüsse auf andere Objecte liegen nahe. Gesetzt aber, dass ein solches homogenes Stadium passirt würde, so kann hieraus nicht, wie man es versucht hat, ein Grund gegen meine Behauptung abgeleitet werden, dass die Tochterformen in umgekehrter Reihe die Mutterformen wiederholen, welches übrigens für Wirbelthierzellen, Eizellen und auch viele Pflanzenzellen (s. u.) nicht eine Behauptung, sondern eine ganz klare Thatsache ist. Denn wenn in den Tochterknäueln oder -Sternen wirklich ein Stadium einträte, zu dem es beim Mutterkern nicht kommt, in welchem ihre Fäden ganz zusammengedrängt und alle Zwischensubstanz herausgedrückt wäre, so ist ja doch auch dann eine lockere Knäuelform vorhergegangen, die der Mutterform entspricht. Will man das obige Gesetz bei irgend welchen Objecten angreifen, so muss man zeigen, dass auch die letztere Form dort nicht vorkommt. Das wird für viele der bezüglichen Objecte (namentlich unter den Pflanzen) wegen ihrer Kleinheit oder sonstigen Ungunst überhaupt nicht möglich sein; bei vielen ist es noch gar nicht mit der erforderlichen Technik und Vergrösserungsstärke geprüft; in denjenigen Fällen, wo ich letzteres bei Pflanzen, anderen Wirbelthieren, Wirbellosen gethan habe, haben sich auch Knäuel- und Sternformen ergeben oder doch solche, die diesen ungezwungen vergleichbar sind.[1])

Schon in Formen wie Fig. 46 kann, wie Polaransichten zeigen, eine helle Mitte fehlen, indem die Windungen auch im Centrum zu-

1) Manches über diesen Punkt findet man in **36**, S. 176 ff. und **38**, S. 41 ff.

sammen gerückt sind. Was man weiter an ihnen bemerkt, ist das erste Auftreten der Kernmembran (siehe daselbst); die sich am Profil jetzt deutlich zeigt. Nach STRASBURGER (132a) entsteht sie bei Pflanzen in der Art, dass sie sich von den homogen gewordenen Tochterkernen abhebt. Da ein solches homogenes Stadium aber bei Amphibien, wie eben gesagt, nicht sicherzustellen ist, so kann diese Deutung für sie auch nicht angenommen werden oder muss doch hier so hypothetisch bleiben, wie das fragliche Verschmelzungsstadium selbst. Dass eine zusammenhängende Membran sich von einem Knäuel mit separaten Fäden, wie Fig. 46, abheben könnte, erscheint nicht gut denkbar, die Möglichkeit, dass sie durch eine Verdichtung der achromatischen Substanz rings an der Grenze des Knäuels entsteht, ist wohl näherliegend als die einer Abhebung, um so mehr als es ganz möglich ist (vergl. S. 170), dass die Kernmembran überhaupt als innere Verdichtungsschicht der Zellsubstanz gegen den Kern gelten kann.

Die Formen der Tochterknäuel, die wieder zu dem Gerüstwerk des Ruhezustandes hinüberführen (Taf. VI, Fig. 1t), sind am lebenden Object oder nach Zusatz von Säure ohne Tinction nicht besonders distinguirt gegenüber den früheren q und r, man sieht nur Fadenwindungen, die sich dann allmählich lockeren und weiter statt des geschwungenen Verlaufs einen mehr geknickten bekommen, ungleichmässiger dick werden und verästigte Zusammenhänge zeigen. Dies ist in meinen früheren Arbeiten verschiedentlich dargestellt, ich begnüge mich hier mit dem schwach vergrösserten Bild Fig. 23, Taf. IIa, t, und der Fig. 83, Taf. V. — Dem Volum nach vergrössert sich die Tochterkernfigur jetzt, und noch mehr der fertige Kern in der Folge, unzweifelhaft gegenüber dem Zustand der Fig. 46. Allerdings gehören die Figuren flachzelligen Geweben an, bei denen ein ziemlicher Theil des Grössenunterschiedes nur daraus resultirt, dass der Kern von 46 sich bis zu 83 der Fläche nach ausdehnt, dafür aber in der Tiefe abnimmt; einige Volumszunahme ist aber doch hier wie bei anderen Objecten evident und vollends später, wo die fertigen Tochterkerne stark wachsen.

Für dieses Wachsthum muss man wohl ohne Zweifel an eine Diffusion durch die Kernmembran — die ja schon vorhanden ist, Fig. 46 — und an chemische Umsetzungen der eingedrungenen Substanz appelliren. Und zwar kann es nicht blos Kernsaft sein, was von aussen hinzukommt, sondern es müssen Bestandtheile aufgenommen werden, die im Kern eine Umarbeitung zu Chromatin erfahren. Denn wenn es auch zunächst aussieht, als ob der chromatische Knäuel in Fig. 46 ausreichte, um bei seiner Auflockerung das Chromatin für Formen, wie Fig. 83, zu liefern; so zeigt doch die

weitere Folge, dass auch solches neugebildet werden muss, denn wenn man sich diese Tochterkerne weiter und weiter getheilt denkt und berücksichtigt, dass alle Töchter fast zur Grösse des früheren Mutterkerns heranwachsen, so erhalten wir ja in jeder Generation einen bedeutenden Zuwachs von Chromatin.

Die erste Umordnung des Knäuels zum Netzgerüst zeigt sich bei plattkernigen Epithelien oder Bindesubstanzzellen sehr deutlich; hier und da fixirt man gerade Fälle, wie Fig. 83, wo an der einen Seite des Kerns die Fäden noch dick und engliegend sind, an der anderen sich schon verdünnt und vertheilt haben.[1])

Bei recht flach geformten, unverdeckt liegenden, scharf gefärbten Tochterknäuelformen, wie Fig. K, 3, S. 205, kann man gut sehen, dass die färbbare Substanz in den Fäden in Form von PFITZNER'schen Körnchen vorhanden ist, die aber hier nicht irgendwie gereiht liegen, sehr fein und zu je mehreren im Fadendurchmesser enthalten sind.[2])

In dieser Figur sind deutlich getrennte Fadenstücke vorhanden, doch von ziemlich ungleicher Länge, was hier gut zu beurtheilen ist, da die Kerne ganz flach, fast plan geformt sind. Man findet aber in solchen, günstig gelegenen Knäuelformen vielfach die Fäden auf so lange Strecken ununterbrochen fortlaufend, dass ich meine frühere, auch von RETZIUS gebilligte Annahme festhalten möchte, dass die Fadensegmente in den Knäueln sich grossentheils durch Verschmelzung der Enden, vielleicht auch durch Zusammenschmelzung an Kreuzungsstellen, mit einander vereinigen mögen[3]); so würde sich in einfachster Weise die Rückbildung des Knäuels zum Gerüst auffassen lassen, wobei nur noch hinzukommt, dass die Fäden dann ungleichmässige Dickenverhältnisse annehmen. An einzelnen Stellen werden sie besonders verdickt; diese Gerüstknoten sind die Stellen, in welchen dann weiter die Nucleolen sich ausbilden.

In dieser Auffassung, die ich kurz schon in meinen früheren Arbeiten vertreten habe, komme ich im Wesentlichen ganz mit der von RETZIUS überein, der die Rückbildung der Tochterkerne bei Triton eingehend untersucht hat (a. a. O. S. 138 ff., Taf. XIV); da ich auf seine zahlreichen und schönen Zeichnungen von Uebergangsformen zum Gerüst verweisen kann, habe ich mich hier mit der Zeichnung der einen (Fig. 83) begnügt.

---

1) Der Verdacht, es könnte hier eine ungenaue Färbung, durch ungleichmässige Extraction des Farbstoffs, vorliegen, fällt hier fort, denn das Object war kein extrahirtes, sondern ein Hämatoxylinpräparat.

2) In Fig. 83 nicht erkennbar, wegen der etwas diffuseren Hämatoxylinfärbung.

3) Dies ist natürlich nicht zu verwechseln mit einer totalen Verschmelzung der ganzen Kernfigur zu einer homogenen Masse, wovon oben die Rede war.

Theilung des Zellkörpers und Enderscheinungen der achromatischen Figur.

Die Theilung der Zellsubstanz in zwei gleiche oder nahezu gleiche Portionen beginnt bei Amphibienzellen aller Arten (und nach all meinen sonstigen Erfahrungen auch bei Säugethieren u. a. Wirbelthieren, Pflanzen, Wirbellosen) während der Knäuelphase der Tochterkerne oder auch schon um das Ende der Sternphase. Es ist möglich, dass der erste Ansatz zur Zelltrennung immer schon in letzterer Phase liegen mag, aber es ist dies schwer zu entscheiden. Zuweilen findet man bei Sternformen der Tochterkerne, wie in Fig. 45, Taf. IIIb, schon eine unverkennbare Einbuchtung der Zelle im Aequator, entweder blos einseitig oder doch (wie dort) auf einer Seite stärker als auf der anderen; in den meisten Fällen aber zeigen diese Stadien noch keine Einschnürung. Aber da diese, wie erwähnt, einseitig und sehr allmählich beginnt, so kann es sein, dass sie stets in diesen Stadien schon ansetzt und nur meistens deshalb nicht gesehen wird, weil man sie nicht gerade am Profil der Zelle, sondern oben oder unten liegen hat.

Es ist hiernach der allgemeine Satz aufzustellen, dass bei der gewöhnlichen indirecten Zelltheilung[1]) die Theilung der Zelle noch in den Bereich der Karyokinese fällt[2]); denn die Tochterkerne sind durchaus noch nicht fertig gebildet. So selbstverständlich dies ist, verdient der Satz doch markirt zu werden, weil es unter den Thierhistologen noch immer hier und da Gebrauch ist zu sagen, „dass die Zelltheilung erfolge, nachdem die Kerntheilung vollendet sei." Dies ist also nicht exact.

Der äusseren Form nach ist die Zelltheilung bei Amphibien und überhaupt bei Thiergeweben, so auch bei den Theilungen der Eier, jedenfalls der Regel nach eine Abschnürung, während bei den membranhaltigen Pflanzenzellen die Regel eine innerliche Spaltung in der Aequatorialebene, ohne äussere Einschnürung ist. Fälle bei Thierzellen, welche unter die letztere Form gezogen werden können, kommen im Folgenden zur Erörterung.

Die Abschnürung der Zelle geschieht meist senkrecht, zuweilen aber auch etwas schräg gegen die Theilungsaxe. Sie beginnt, wie

1) d. h. derjenigen, wo Kerntheilung und Zelltheilung mit einander verlaufen. Die Ausnahmefälle, in denen sie sich zeitlich getrennt haben (Protisten), werden unten zu besprechen sein.

2) Dies scheint auch für Eier, Pflanzenzellen und andere durchweg gelten zu können.

schon erwähnt, einseitig, die Furche greift nach und nach um den Aequator herum, bleibt aber auf der Seite, wo sie begann, tiefer als auf der entgegengesetzten. Man findet deshalb bei fortgeschrittener Abschnürung (Fig. 21, Fig. 23 rechts) die beiden Schnürhälften nicht symmetrisch, sondern schief aneinander hängend. Dies wird natürlich dann nicht zum Ausdruck kommen, wenn man auf eine Zelle, wie Fig. 21, in der Ebene der Objectfläche sieht; dann werden die Hälften anscheinend symmetrisch sitzen. Ein solcher Fall ist Fig. 46. Es würde aus solchen Formen allein nicht zu entscheiden sein, ob hier nicht wirklich eine symmetrische, gleich ringsherum greifende Abschnürung vorgelegen hätte. Da ich aber bei Verfolgung der lebenden Theilungen, wie auch an fixirten Objecten, so überwiegend häufig die Einschnürung einseitig auftreten sehe, so muss ich dies doch für die allgemeine Regel halten.

Was man hierbei in der Zellsubstanz am lebenden Object bemerkt, ist Folgendes:

1. Die helle Innenportion des Zellkörpers, die in der Tochtersternform (Fig. 44, 45) noch relativ so gross war wie vorher, verengert sich sichtlich, entweder schon um das Ende der Sternform oder während der Knäuelform (Fig. 21, 46).

2. An der lebenden Zelle sieht man, entsprechend der äquatorialen Schnürstelle, einen glänzenden Gürtel von Substanz auftreten, von noch etwas stärkerer Lichtbrechung als die übrige dichtere Aussenportion des Zellkörpers, mit der dieser Gürtel übrigens continuirlich ist. In Fig. 21 ist dieser helle Gürtel als heller einfach contourirter Rand neben der dunkler gehaltenen übrigen Zellsubstanz dargestellt; in Fig. 23 (dunkle Zelle rechts) ist er genau in der sehr dunklen Schattirung gehalten, wie es dem Präparat entspricht, denn dieser in Fig. 21 hell glänzende Gürtel färbt sich an Chrom-Osmiumpräparaten dunkel braungrau und bei folgender Hämatoxylintinction tief violett, viel stärker als die übrige Zellsubstanz. Es liegt also am nächsten, den Gürtel als eine verdichtete Ringportion der letzteren zu betrachten.

Diese Gürtelschicht besteht auch während der endlichen Abschnürung der Zelle fort; Formen kurz vor dieser, wie Fig. 46, oder auch solche mit noch dünnerer Schnürbrücke zeigen bei jener Osmium-Hämatoxylinbehandlung diese Brücke ganz dunkel gefärbt und undurchsichtig.[1])

Von weiteren, in der Zellsubstanz ablaufenden Erscheinungen ist

---

1) Fig. 46 dagegen ist ein Präparat, wo diese Dunkelfärbung des Gürtels vermieden wurde, so dass man hier die Spindelfasern in der Schnürstelle sieht; vergl. weiter Text.



nur noch (bei pigmentirten Zellen) zu sehen, dass jetzt die polaren Radienordnungen undeutlicher werden, als man sie in der Tochtersternphase (Fig. 45) sah. Bei Eiern ist die radiäre Ordnung auch noch später erkennbar und ich glaube also, dass ein Rest davon auch wohl bei den Gewebszellen bleibt. — An mittelgradig pigmentirten Zellen bemerkt man auch, dass um diese Zeit Pigmentkörner oft in reichlicher Ansammlung sich an den äquatorialen Seiten der Tochterfiguren gelagert finden (Fig. H, S. 200, die oberen Zellen). An einem Theil dieser Körner kann man, wie oben erwähnt, Molecularbewegung sehen.

An der achromatischen Figur ist während dieser Vorgänge das Folgende bemerkbar:

Da die Tochterkernfiguren sich bei Urodelen schon in ihrer Sternform sehr dicht an die Pole heranschieben und sie theilweise umgeben, so sind diese in der Seitenansicht nicht mehr zu erkennen, was in Sternformen wie Fig. 44 bei schrägen oder polaren Ansichten noch gelingt. Es ist jedoch zu bemerken, dass die Pole nicht eigentlich ins Centrum der Tochterkernfiguren zu liegen kommen; bei anderen Zellenarten, besonders Eiern, auch vielen Pflanzen, wo die ganze Kernfigur viel länger gestreckt geformt ist, zeigt es sich deutlich, dass die Tochterkerne ihren Ort und ihre Rückbildung eine beträchtliche Strecke entfernt von den Polen finden können (vergl. z. B. Taf. VII, Fig. 10). Da nun hier schwerlich daran gedacht werden kann, dass die Substanz der Polarkörperchen selbst mit in die Tochterkerne einbezogen würde, so kann ich auch nicht annehmen, dass dies bei den Amphibien oder überhaupt irgendwo der Fall wäre, sondern muss denken, dass die Polarkörperchen der Zellsubstanz angehören und sich auch wieder in diese vertheilen.

Der Mitteltheil der achromatischen Figur, der bei Pflanzen so deutlich zu sein pflegt, ist es bei den meisten Thierzellen sehr wenig. In Tochtersternphasen, wie Fig. 45, sieht man an Plattenepithelien, Bindesubstanzzellen u. a. im Leben kaum eine Spur davon; aber Zellenarten, die hierfür günstiger sind (Hodenzellen Fig. S, Leydig'sche Schleimzellen, Taf. VI, Fig. 3 b) zeigen, dass das Fädenbündel auch hier besteht, und an geeignet gelungenen Reagentienpräparaten (Fig. 45) kann man es auch erkennen; es wird hier nur oft verdeckt durch die Reflexe der verästelten Stränge, die im hellen Mitteltheil der Zelle liegen, und oft auch wohl durch die Reagentien verzerrt oder zerstört.

Von einer äquatorialen Differenzirung, entsprechend einer pflanz-

lichen Zellplatte, kann ich bei diesen thierischen Gewebszellen während der Sternform der Tochterkerne bisher nichts finden. Dagegen in der nachfolgenden Knäuelphase wird zunächst das ganze Fädenbündel auch im Leben (Fig. 21) vielfach sehr deutlich.[1]

Und an Reagentienpräparaten sieht man (Fig. 46), dass jetzt eine äquatoriale Differenzirung darin ausgesprochen ist.[2] Mit starken guten Linsen erscheint sie, wie dort gezeichnet, als eine Gruppe von mattglänzenden länglichen, parallelstehenden Elementen. Es gelang mir aber bisher nicht, durch Reagentien auch zugleich an solchen Formen das übrige Fädenbündel zu erhalten, und so kann ich nicht entscheiden, ob diese Elemente als Anschwellungen der achromatischen Fäden selbst oder zwischen ihnen aufgetreten sind. Dem Orte nach entspricht die Erscheinung offenbar den pflanzlichen Zellplatten. Der Sache nach lässt sich jedenfalls sagen, dass auch hier in der Aequatorialebene, entsprechend Zellabschnürungsstelle, *im Bereiche der achromatischen Figur kurz vor der Abschnürung eine Differenzirung eintritt.*

Bemerkenswerth ist noch an Flächenepithelien das Verhalten der Intercellularlücke um die Schnürstelle her (Fig. 21, 23). Hier verbreitert sich die Lücke zunächst stark, was besonders auch an den LEYDIG'schen Schleimzellen[3] deutlich wird; erst wenn die Abschnürung vollendet ist, drängen sich allmählich die Nachbarzellen in diese Lücke hinein und füllen sie, in ihrer Form sich anpassend, aus.

Frage nach dem Vorkommen von Theilung des Zellkörpers ohne Einschnürung von aussen bei Thierzellen

(Spaltung, Scheidewandbildung, simultane Trennung, Zellplattenbildung).

Dieser Theilungsmodus, der kurz definirt in der Ausbildung einer äquatorialen Differenzirung im Zellkörper besteht, entsprechend welcher sich dieser dann in zwei Hälften zerlegt, ist bis jetzt nur für wenige Arten von Thierzellen beschrieben worden, während er für Pflanzenzellen besonders durch STRASBURGER's Arbeiten als ein sehr allgemeiner erwiesen ist. Und es lässt sich wohl sagen, dass jene Befunde aus dem Thierreich in

1) **34**, Taf. XVI, Fig. 9.

2) **36**, S. 224, Taf. VIII, Fig. 15b. Ich habe noch mehrere solche Fälle gesehen wie diesen, wo die Elemente bei mittleren Linsen wie Körner erschienen, mit stärkeren aber eine mehr längliche Form zeigten, angenähert der Fig. 46 hier.

3) Siehe **34**, Taf. XVI, Fig. 4 n. o. p.

ihrer Deutung noch nicht ganz sicher stehen. Hauptsächlich betreffen sie Knorpelzellen. Hier hat STRASBURGER (1. u. 2. Aufl. von „Zellbildung und Zelltheilung" S. 186 resp. 208) das Auftreten einer differenzirten Trennungsschicht, zuerst in den achromatischen Fäden, dann in der ganzen Aequatorialebene des Zellkörpers geschildert, in welcher dann eine simultane Trennung ohne Einschnürung von aussen erfolge [1]), und hat den Process im Wesentlichen als gleichbedeutend mit der Zellplattenbildung bei Pflanzen aufgefasst. BÜTSCHLI (24) theilte dann eine bedeutende Anzahl von Beobachtungen an Knorpelzellen von Triton mit, nach welchen die Theilung einseitig erfolge: Einschnürung des Zellkörpers von einer Seite her, Vorschreiten der sich bildenden Scheidewand (Membran oder Kapsel der Knorpelzelle) von derselben Seite in den eingeschnürten Zellkörper hinein.[2]) Dieser Auffassung ist wiederum SCHLEICHER (117, 118) entgegengetreten und zu der einer Simultantrennung in der Aequatorialebene gelangt. Er fasst nach Beobachtung lebender Theilungen am Froschlarvenknorpel den Process so auf (a. a. O. S. 283), dass die Scheidewand im Zellprotoplasma durch Aneinanderlagerung feiner Fädchen durch den ganzen Zellkörper hindurch zu Stande käme.

Ich selbst habe mich früher (33, 34) und seither viel mit Knorpelzelltheilungen beschäftigt und muss sagen, dass mir die Frage keineswegs so leicht zu entscheiden scheint. SCHLEICHER hat die von BÜTSCHLI gegebenen Bilder als Schrumpfungserscheinungen kritisirt, und dass solche bei vielen derselben mit zu Grunde lagen, ist auch mir nicht zweifelhaft und wird, z. B. für Fig. 17—20 a. a. O., wohl auch von BÜTSCHLI selbst vorausgesetzt sein. Eine Knorpelzelltheilung, bei welcher noch während der Karyokinese (also etwa in der Knäuelform der Tochterkerne) eine so dicke einseitige Scheidewandmembran angelegt gewesen wäre, wie sie BÜTSCHLI vielfach zeichnet, ist mir nicht vorgekommen. Insofern stimme ich mit SCHLEICHER und BIGELOW [3]) (17 a) überein. Aber ich muss auch

---

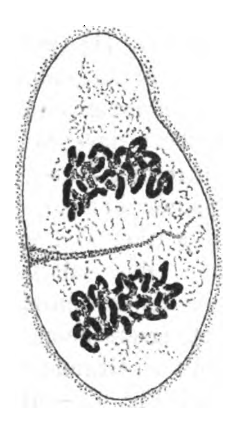
1) In der 3. Aufl. hat STRASBURGER auf diesen Fall übrigens schon weniger Werth gelegt (vergl. S. 301); es hatte sich inzwischen die Abschnürung als der bei Thierzellen vorwiegend gültige Modus herausgestellt.

2) Die Theilungsvorgänge am Kern der Knorpelzellen waren von beiden Untersuchern damals noch nicht ermittelt worden. SCHLEICHER fand dann hier, wenn auch noch undeutlich, die karyokinetischen Figuren.

3) BIGELOW trat gleichfalls der Ansicht entgegen, dass die Kapselbildung zwischen den Tochterzellen schon gleichzeitig mit der Kerntheilung erfolgen solle. Im übrigen sind seine Resultate für die hier vorliegende Frage deshalb nicht mit zu verwerthen, weil er noch annahm, dass der Zellkörper sich hier erst lange nach Fertigstellung der Tochterkerne theile, und also zweikernige Zellen des Knorpels mit als Theilungsvorstufen ansah. Auch hat er die Kernmetamorphose nicht gesehen.

Bütschli (a. a. O. S. 211) darin Recht geben, dass es äusserst schwer ist zu entscheiden, ob eine Zelle mit anscheinender „Zellplatte" wirklich ganz durch die Aequatorialebene hindurch gespalten ist, oder ob die Zellplatte nur theilweise hindurchreicht. Denn wenn das letztere der Fall wäre, und wenn diese anscheinende Scheidewand *nur der Ausdruck einer engen, schmalen Einschnürung des Zellkörpers von einer Seite her wäre*, so würde doch, wenn man grade oder auch nur etwas schräg auf den freien Rand dieser Einfaltung sieht, das Bild herauskommen, als ob man eine durchgreifende äquatoriale Scheidewand hätte. Zur Verdeutlichung diene die beistehende Fig. O: bei einer Einstellung sieht man eine ganz durch die Zelle greifende Scheidewand, bei einer andern nicht mehr; die Marke verschmälert sich dabei von links unten nach rechts oben gegen diejenige Einstellung hin, bei der sie verschwindet. Solche Bilder habe ich öfter, sowohl an Reagentienpräparaten als an lebenden Theilungen von Knorpelzellen gehabt; an den letzteren ist bei der Blässe des Objects natürlich noch viel schwerer zu urtheilen. Zweimal habe ich bis jetzt Bilder gehabt, wo die Marke nur etwa in einer Hälfte der Zelle deutlich zu sehen war [1]), die also, in Bütschli's Sinne, Profilbilder einer einseitigen Abschnürung entsprechen könnten. Schleicher beschreibt zwar (S. 283 a. a. O.) als direct gesehen, dass an lebenden Knorpelzelltheilungen die Scheidewand anscheinend in Form feiner Fädchen im Bereich der Aequatorialebene angelegt werde, auf diese Weise eine doppeltcontourirte Membran entstehe und inmitten der letzteren eine einfache Linie erscheine, in welcher nun die Trennung erfolge. Doch wenn auch Schleicher dies in einigen glücklichen Fällen, wie seine Fig. g¹—l¹ einen solchen

Fig. O.



Knorpelzellentheilung von Salamandra, Fingerknorpel in einem Schnitt, Chromsäure, Hämatoxylin.

Kernfiguren in Knäuelform, die Zelle wird halbirt von einer Marke, die bei hoher Einstellung ganz durchgeht, bei tiefer zuerst rechts verschwindet. Die Marke ist links dicker als rechts, und nicht zu entscheiden, ob es eine schmale Einfaltung des Zellkörpers oder eine innerlich differenzirte Scheidewand ist. — Achromatische Figur nicht deutlich sichtbar.

1) Allerdings aber, wie gesagt, nicht mit so dicken Scheidewänden, wie sie Bütschli zeichnet.

repräsentirt, so beobachten konnte, so ist damit doch nicht erwiesen, ob die Scheidewand wirklich ganz durchgriff; denn ziemlich die gleichen Bilder, wie SCHLEICHER sie beschreibt, müssten wohl herauskommen, wenn man nur eine flache schmale, grade von oben oder von unten eindringende Einbuchtung des Zellkörpers vor sich hätte. Schon bei den grösseren Salamanderzellen ist es im Leben kaum möglich, durch die Einstellung zu entscheiden, ob eine solche Einschnürung oder eine wirklich vollständige Scheidewand vorliegt; bei den kleineren Batrachierzellen muss es natürlich noch schwerer sein. An Reagentienpräparaten aber, wie Fig. O eines zeigt, gelingt diese Entscheidung wegen der Verschärfung der Verhältnisse etwas besser; und an solchen habe ich recht viele Beispiele gesehen, wo auf den ersten Blick eine total durchgreifende Scheidewand vorzuliegen scheint, genauere Einstellung aber zeigt, dass sie nicht ganz hindurchreicht. Natürlich findet man auch Exemplare, wo letzteres der Fall ist; denn einmal muss die Trennung, auch bei einseitigem Beginne, ja doch vollständig werden.

Ich meine hiernach, es lässt sich die Möglichkeit für jetzt nicht bestreiten, dass die Knorpelzellen sich wie andere Thierzellen durch einseitig beginnende Abschnürung theilen; nur muss dazu constatirt werden, dass diese Abschnürung hier dann nicht in Form einer flachen, allmählich vertieften Bucht auftritt, wie bei den meisten Thierzellenarten, sondern in Form einer schmalen Furche, die einseitig beginnt, allmählich herumgreift und ohne Erweiterung tiefer eindringt, ähnlich wie es z. B. bei der Furchung des Amphibieneies der Fall.

Es lässt sich aber auch die entgegenstehende Ansicht heute nicht widerlegen, dass eine innere Differenzirung des Zellkörpers in der Aequatorialebene zu Grunde liegt, oder doch dem erwähnten Einfaltungsprocess voranschreitet.

Um einen vergleichenden Ueberblick über diese Frage zu gewinnen, ist es zweckmässig, hier einen Blick auf die gewöhnliche Form der Zellkörpertheilung bei vielen Pflanzenzellenarten zu werfen. STRASBURGER stellt dieselbe nach seiner reichen und vielseitigen Erfahrung (S. 342, 132 a, und an anderen Orten) so dar, dass im Bereich der Zellfäden (entsprechend meinen achromatischen Fäden) zu einer Zeit des Theilungsvorganges, welche meiner Knäuelphase der Tochterkerne entspricht, kleine Körnchen in der Anordnung einer äquatorialen Platte, Zellplatte, auftreten.[1]). Nach TREUB (141) und

1) Ausnahme bei Sporenmutterzellen einiger Moose (Anthoceros) und von Isoëtes, wo die Zellfäden nach STRASBURGER (S. 345 ff., Taf. X) ohne Betheiligung der Kernfigur entstehen.

Strasburger (a. a. O.) ist bei Phanerogamen, Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen stets in dieser Art das Auftreten dieser Zellplatte örtlich an die Verbindungsfäden (d. i. achromatischen Fäden) gebunden, die Platte reicht nicht peripher über diese hinaus. Meistens dehnt sich der von dieser Körnerschicht durchsetzte Mitteltheil der achromatischen Figur bauchig so weit aus, dass er, und also auch die so verbreiterte Zellplatte, den ganzen Querschnitt der Zelle durchspannt; aus der Zellplatte in ihrer ganzen Ausdehnung geht nun die trennende Cellulosewand hervor und schliesst somit ringsum an die Wand der Mutterzelle an. In manchen Fällen jedoch, welche Treub (141) zuerst beschrieben hat, durchsetzt das Fädenbündel mit der Zellplatte nicht den ganzen Querraum der Zelle: dann legt es sich zunächst der e i n e n Seitenwand der Zelle an, an diese anschliessend beginnt die Bildung der Cellulosewand; darauf zieht sich der Fädencomplex von dieser Stelle langsam zurück, wächst dabei durch Bildung neuer Fäden, innerhalb deren die Zellplatte ergänzt wird, bis sie den ganzen Querschnitt der Zelle mit einer Scheidewand versehen hat (vgl. Strasburger S. 343).

Es könnten sich nun die Verhältnisse bei Knorpelzellen, im Fall es sich doch nicht um eine Einfaltung von aussen, sondern wirklich um eine simultane Zerlegung in der Aequatorebene handeln sollte, vielleicht mit diesem Verhalten bei Pflanzenzellen in Beziehung bringen lassen. Die achromatischen Verbindungsfäden sind zwar im Knorpel von Urodelen so zart, dass sie sich bisher nicht demonstriren liessen; sie existiren aber gewiss auch hier, denn in Batrachierknorpeln hat sie Schleicher in einigen Fällen gesehen. Unter der Voraussetzung, dass die oben erwähnten äquatorialen Trennungsschichten Schleicher's in Knorpelzellen den pflanzlichen Zellplatten entsprechen und zugleich die ersten zarten Anlagen der Kapsel zwischen den Tochterzellen repräsentiren, würde sich mit Berücksichtigung jener Befunde von Treub bei Pflanzen auch ein Verständniss für das einseitige Auftreten der Zelltheilungsmarke ergeben; das achromatische Fädenbündel, das nach Schleicher's Zeichnungen zu klein wäre, um den ganzen Querraum der Zelle zu füllen, könnte auch hier seinen Ort wechseln.

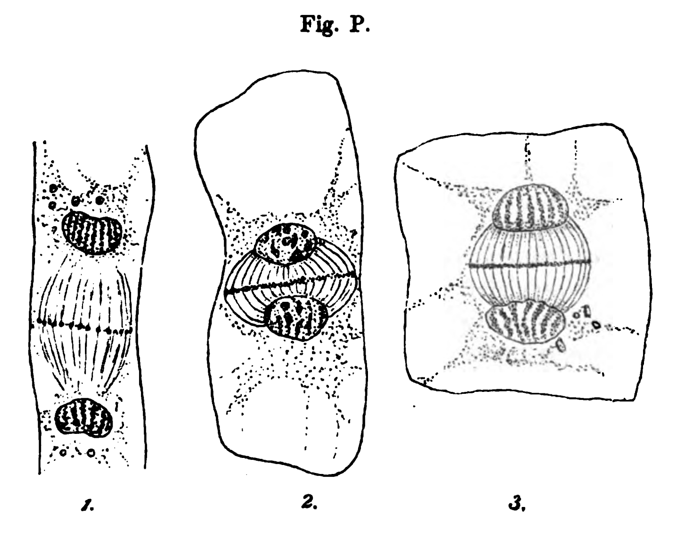
Ich werfe aber diesen Gedanken nur hin. Eine weitere genaue Untersuchung an Knorpeln, besonders an grosszelligen, wie bei Petromyzon, scheint erforderlich, ehe sich über diese Fragen endgültig urtheilen lässt.

Es sind von Mayzel (91) noch bei einigen anderen Thierzellenarten — so am Endothel der Froschhornhaut — Bilder beschrieben worden, in denen eine äquatoriale Scheidewand die Zelle halbirt; sie besteht aus Körnern und nach Mayzel's Angabe „erscheinen diese

nicht als Verdickungen der Kernfasern". Es ist mir hierüber aber bisher nur der vorläufige Bericht a. a. O. bekannt, aus dessen kurzem Wortlaut ich nicht entnehmen kann, ob mit jenen Körnern nicht doch vielleicht die Elemente der chromatischen Figur gemeint sind; dann würde dieser Fall hier nicht in Vergleich kommen. Ohne ausführliche Mittheilungen MAYZEL's möchte ich hier nicht urtheilen.

Ein Befund E. v. BENEDEN's (14) über die Theilung der Dicyemidenkeime ist von STRASBURGER dahin aufgefasst worden, dass hier die Zelltheilung „ganz wie bei Pflanzen erfolge" (132 a, S. 301). Allerdings sind hier die achromatischen Fäden (Verbindungsfäden der

Fig. P.



Pflanzenzellentheilungen mit Zellplatten, nach STRASBURGER skizzirt (Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl., Taf. VII, Fig. 18, 1, 20: Nothoscordum fragrans und Corydalis cava). 1, Bildung der Zellplatte; 3, Verschmelzen der Elemente derselben, 2, bauchige Ausdehnung des Mitteltheils der Spindel mit der Zellplatte.

Tochterkernanlagen) besonders deutlich, es tritt in ihrem Bereich im Aequator eine sehr prononcirte Zellplatte auf (VAN BENEDEN Fig. 28, Pl. I, Fig. 1, 2, 4, 5, 7, Pl. III), und der Verfasser vergleicht diese Verhältnisse selbst mit den pflanzlichen (S. 64, 65). Aber es tritt hier, wie er weiter beschreibt (Fig. 28 u. 5 a. a. O.), dann eine deutliche Einschnürung des Zellkörpers in der Aequatorialebene auf, und der Fall ist doch also wohl mehr dem vergleichbar, der z. B. hier in Fig. 46, Taf. IIIb, nur mit viel stärkerer Schnürung, von Salamandern gezeichnet ist, als dem einer Pflanzenzelle, wo keine Einschnürung, sondern eine Simultantrennung des Zellkörpers mit gleichzeitiger Membranbildung erfolgt. Membranen im Sinne der pflanzlichen haben die Zellen der Dicyemidenkeime ja nicht, und ihre

Zellplatte kann also auch nicht, wie es bei Pflanzenzellen ist, zugleich der Bildungsapparat für eine Zwischenmembran sein.

Auch meine ich, dass man überhaupt auch bei solchen Thierzellenarten, die Membranen haben oder sonst in ihrem Habitus irgendwie Pflanzenzellen ähnlich sind, aus diesem Umstand noch nicht schliessen oder vermuthen darf, dass sie sich in der Theilung des Zellkörpers genau wie die letzteren verhalten müssten. Als besonderes Beispiel sind die Leydig'schen Schleimzellen der Amphibienlarven anzuführen [1]), die mit ihrer vacuolisirten, in Stränge vertheilten Zellsubstanz sehr an Pflanzenzellen erinnern.[1]) Als ich ihre Theilungen zuerst im Leben beobachtete, erwartete ich hier eine Zellplatte nach Art der pflanzlichen auftreten zu sehen, eine Einschnürung zu vermissen; aber letztere trat mit der entsprechenden Phase der Kernfiguren stets pünktlich auf, wie die Figuren 4 n, o, p am ang. Orte zeigen.

Verbreitung der indirecten Zelltheilung in den Geweben.

Indirecte Zelltheilung kommt in allen Gewebsformen der Wirbelthiere vor. Dieser Satz ist bisher zwar nur an Amphibien durchweg bewahrheitet und wird deshalb an dieser Stelle besprochen, doch lässt er sich darnach wohl mit überwiegender Wahrscheinlichkeit für das Wirbelthier überhaupt und auch für die Wirbellosen aufstellen.

Für die meisten Hauptgewebsformen (Epithel, Bindesubstanzen, Gefässendothel, Blut, Muskeln) haben schon Peremeschko (102—105) und ich (34, 36) gleichzeitig das Vorkommen dieses Theilungsmodus bei Amphibienlarven gezeigt, und Pfitzner und ich haben denselben zunächst im Epithel erwachsener Salamander gefunden.[2]) Pfitzner hat darauf in einer ausgedehnten Untersuchung (107) bei der Salamanderlarve in allen Geweben, auch im Centralnervensystem, die indirecte Theilung constatirt, zugleich auch in vielen bei erwachsenen Salamandern, Säugethieren und Säugethierembryonen. Retzius (113) hat auch bei der Tritonlarve dann die verschiedensten Gewebe mit reichlichem Erfolg auf Theilungen durchsucht und zuerst Abbildungen von Kernfiguren centraler Nervenzellen gegeben.

Zur Vervollständigung kann ich hier noch eigene Befunde mittheilen, die das junge Ovarialei betreffen und schon vor 3 Jahren gemacht sind. In den Ovarien von Fischembryonen (Elasmobranchier) hatte bereits Balfour (10) [3]) in jungen Eiern trotz ziemlich

1) **34**, Taf. XVII, Fig. 4, hier Fig. 3 b, Taf. VI.

2) Ueber die allgemeine Entwicklung der Kenntniss von der Verbreitung der indirecten Theilung. S. Näheres in **35**.

3) Schon früher Semper (**126**).

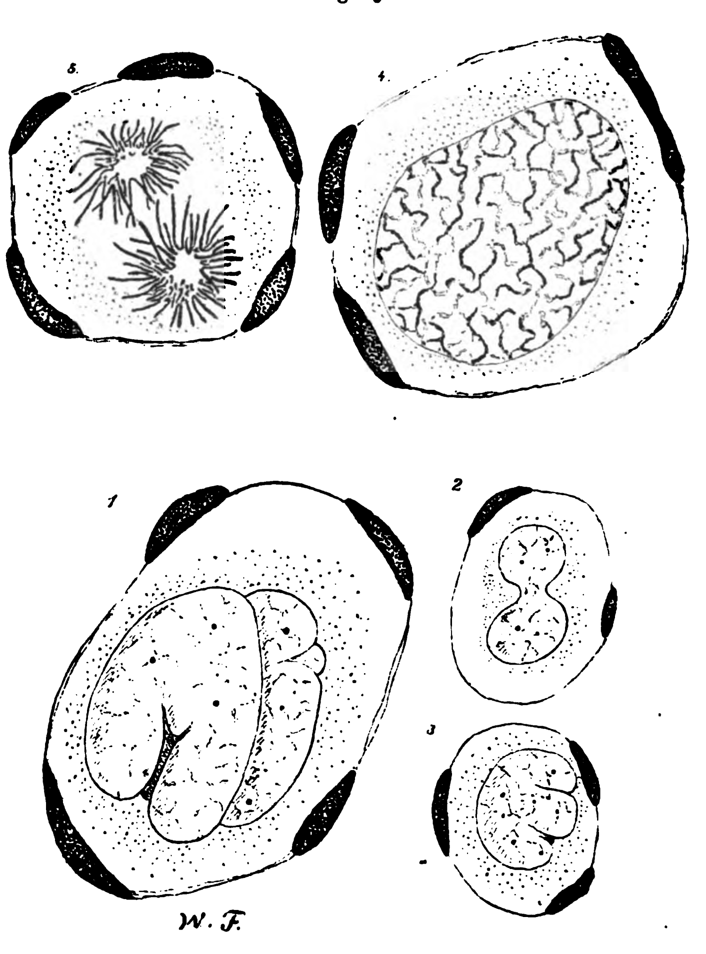
undeutlicher Erhaltung „sternförmige Kerne“ erkannt, auch Formen, die offenbar zusammenhängenden Tochtersternpaaren entsprechen (Fig. 16, 19, Taf. XVIII, S. 395 a. a. O.), und Theilungen in ihnen vermuthet. Ich fand bald nachher bei Untersuchung der Ovarien von Siredon und Salamandra (nicht Larven der letzteren, sondern junge und ältere Weibchen) sehr zahlreiche karyokinetische Theilungen bei jungen Eiern; durch Wiebe wurden solche auch bei Batrachiern gefunden. In einzelnen Ovarien waren sie so häufig, dass fast jeder Schnitt eine oder mehrere zeigte, in anderen waren sie selten oder fehlten ganz. Ich skizzire hier in Fig. Q zwei Beispiele aus sehr vielen Fällen; die achromatische Spindel ist an den aufgehellten Chrom-Hämatoxylinpräparaten nicht sichtbar. Von den Kernen der Eier, die nicht in Theilung sind, haben die meisten die gewöhnliche runde oder ellipsoide Form, recht zahlreiche aber die bekannten Schnürformen, welche von vielen Untersuchern junger Ovarien [1]) beschrieben sind (Fig. Q, 2, 3, 4), und von denen später (bei directer Kerntheilung) noch die Rede ist.

An Eiern in erheblich grösseren Follikeln, als die gezeichneten sind, fand ich keine Theilungen mehr. Die Kerne der reiferen Eier zeigen an denselben Präparaten alle deutlich das Verhalten des Kerns, das in Fig. G (S. 134) dargestellt ist. Es ist ein Grund mehr, jene Querstrichelung der Fäden für natürlich bedingt zu halten, dass bei ganz gleicher Reagentienwirkung die Kerntheilungsfiguren hier so deutlich conservirt sind. — Die Kerne der jungen Eierstockseier haben im Verhältniss zu ihrem Volum im Ganzen geringeren Reichthum an chromatischer und überhaupt geformter Substanz, als andere Kernarten, daher die Lockerheit und Dünnfadigkeit der Knäuelformen (Fig. Q, 4). Bei Salamandra und bei Batrachiern verhält sich dies ebenso. —

Bei einer Zellenart, den Leukocyten des Blutes und der Lymphe, habe ich bisher das Vorkommen der indirecten Theilung zweifelhaft finden müssen (über directe Zerschnürung bei ihnen s. unten, directe Theilung). Peremeschko (102, 103, 105) hat in beweglichen Zellen im Tritonlarvenschwanz und in farblosen Zellen in Blutgefässen kinetische Kerntheilungen verfolgt und beschrieben; der Befund ist nicht anzuzweifeln, aber da der Körper der fixen Bindegewebszellen während der Theilung auch erhebliche Formveränderungen durchmacht, und Fortsätze bei manchen dieser Zellen sehr spärlich sind, also durch den Zellkörper verdeckt liegen können, so schien mir im ersteren Fall die Diagnose auf Wanderzellen nicht ganz sicher, und im zweiten Fall — den ich

1) Vergl. z. B. Götte 53, Nussbaum 98 a.





a

Junge Follikel aus Schnitten von den Ovarien von Siredon pisciformis, Weibchen von circa 16 Cm. Totallänge. Chromsäure, Alkohol, Hämatoxylin, Damar.

Die reiferen Eier in den Schnitten zeigen überall den Habitus des Kerns, der oben in Fig. G (S. 134) dargestellt ist.

4, 5 Kerntheilungen in jungen Eiern, Knäuel- und Tochtersternform. In 4 sind die nur blass punktirten Fädenwindungen bei tiefer Einstellung zu denken. In 5 liegen die Tochtersterne schräg übereinander, die kurzen Fädenstückchen und Pünktchen inmitten der Sterne sollen nur optische Schnitte von Fäden andeuten. Spindel nicht sichtbar, ohne Zweifel vorhanden.

b

1, 2, 3. Andere Follikel, 1 bei gleicher Vergrösserung wie 3, 4; 2 und 3 bei schwächerer. Eingeschnürte Formen von Eizellenkernen. Die Nucleolen (dunkel) liegen meistens (doch nicht durchweg) so, dass einer ziemlich der Mitte eines Buckels entspricht. — Kerngerüste nur angedeutet. Formen wie 2 sind seltener als solche wie 1 und 3. Bei weitem die meisten Kerne sind ohne Einschnürungen.

Follikelepithelkerne der Tinction entsprechend dunkel gehalten. Zellsubstanz der Eier nur angedeutet.

oft selbst gefunden habe — lässt sich fragen, ob die betreffenden Zellen nicht hämoglobinlose Vorstufen rother Blutzellen sind, bei denen indirecte Theilung ausser Zweifel steht (s. unten).

Im leukocythämischen Blut des Menschen habe ich dieselbe bei farblosen Zellen selbst gefunden (38, S. 57 ff.), aber die Frage stellen müssen, ob es sich hier nicht um aus dem Knockenmark oder der Milz stammende Zellen handelt, welche Organe in diesem Fall ja hyperplastisch erkrankt sind. Es ist zwar vollkommen zuzugeben, dass sich keine scharfe morphologische Grenze zwischen den farblosen Milzzellen und Knochenmarkzellen einerseits und den Leukocyten des Bluts, der Lymphe und den Wanderzellen andererseits setzen lässt. Die Sache steht heute so, dass man eine Zelle in erstgenannten beiden Organen, wenn sie nicht kriecht, Milz- oder Markzelle zu nennen pflegt, wenn sie aber kriecht, sie zu den Leukocyten schiebt. Es ist sehr denkbar, dass erstere Zellen sich fortwährend aus letzteren recrutiren, und umgekehrt. Hier aber lag die Sache für mich so: können die amoeboiden Zellen des strömenden Blutes, der Lymphe und der Gewebsspalten, bei denen eine directe Theilung beobachtet (Ranvier, 110 b) und annehmbar ist (s. unten), sich ausserdem auch durch directe Theilung vermehren, oder nicht?

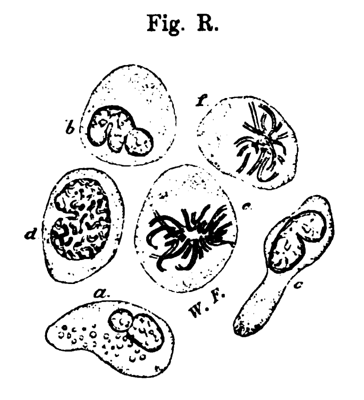
Alle Untersuchungen am lebenden Object bei Salamandra haben mich hierüber noch in Zweifel gelassen; denn wo ich hier eine Zelle von rundlicher Form und mit langsamer Formveränderung mit Kerntheilungsfigur fand, liess sich bei der Blässe des Objects nicht sicher stellen, ob sie nicht doch einige Fortsätze hatte und also eigentlich eine fixe Zelle war, die oft auch sehr gerundete Formen haben. Im entnommenen Blut der Larven habe ich zwar nicht selten auch hämoglobinlose Zellen gefunden, welche Theilungsfiguren enthielten; aber auch dies könnten noch farbstofflose Bildungsvorstufen rother Blutzellen sein, aus der Milz stammend, oder auch hier, bei der Larve, vielleicht noch im Kreislaufe verbreitet vorkommend.

Aber vielfaches Suchen in fixirten und tingirten Bindesubstanzstücken der Larven hat mir endlich eine Anzahl Befunde geliefert, nach denen ich das Vorkommen indirecter Theilung auch für freie Zellen im Bindegewebe annehme und darin Peremeschko beitrete, nur dass ich (s. unten) nicht davon absehen kann, dass die Leukocyten sich ausserdem durch directe Zerschnürung vermehren können.

Da an gewöhnlichen aufgehellten Safranin-, Gentiana- oder Hämatoxylinobjecten der Zellkörper der Leukocyten sehr blass und schlecht abgrenzbar ist, so habe ich hierfür folgendes Verfahren ausprobirt und gut gefunden: Chrom-Essig-Osmiumsäure (Concentration

siehe Reagentien), lange Färbung in recht dünnem Hämatoxylin, wodurch Alles sehr dunkel wird, dann Auswaschen in Salzsäure von 1 p. c., bis die Stücke oder Schnitte blass graublau aussehen, reine Auswaschung mit H_2O und Untersuchung in Glycerin. — Bei richtigem Grad der Salzsäureausziehung ist dann die Zellsubstanz der Leukocyten durchweg ziemlich dunkel, graugelb oder graublau gefärbt, scharf abgesetzt, manchmal zeigt sie geringe Abhebung einer künstlichen „Membran", wie sie bekanntlich Essigsäure an diesen Zellen macht, meistens ist dies aber nicht der Fall. Man kann so recht gut, bei vielen Exemplaren vollständig sicher, die Diagnose zwischen freien Wanderzellen und fixen Zellen machen, theils dadurch, dass die Zellen noch in lappiger Kriechbewegung fixirt sind. Jedenfalls gelingt mir das bei dieser Behandlung weit besser, als mit anderen.

Fig. R.



Gruppe von freien Zellen (Leukocyten?) aus dem Bindegewebe des Mundbodens der Salamanderlarve, zum Theil mit geschnürten Kernformen, zum Theil in wirklicher indirecter Theilung (Kernfiguren). d eine Zelle letzterer Art, mit Knäuelform der Kernfigur, dabei ist der Kern eingeschnürt wie in Fig. C 1; dies kommt auch bei Zellen anderer Gewebe häufig vor.

An fünf solchen Präparaten habe ich nun bis jetzt im Bindegewebe Zellen gefunden, die ganz sicher rund um ohne Fortsätze, also freie Zellen waren, und dabei Theilungsfiguren enthielten. In zwei Fällen, 1) aus dem subhyoiden Bindegewebe, 2) aus dem des Kiemengerüstes, waren es ganze Gruppen von Zellen, darunter im Ganzen mehrere Dutzend Theilungen, in den andern Fällen nur einzelne Zellen. Bemerkenswerth ist, dass in den ersteren Fällen die Theilungen gruppenweise localisirt vorkommen: fast das ganze Sehfeld voll Leukocyten, aber nur an wenigen Stellen und immer dicht bei einander, Theilungen.

Eine dieser Gruppen ist in Fig. R hier gezeichnet. Bei der geringeren Grösse der Zellen sind nicht alle Einzelheiten der Figuren zu erkennen, sie scheinen in nichts Wesentlichem abzuweichen. Fädenlängsspaltung ist gerade an den Gezeichneten sehr deutlich.

Ich nenne diese Zellen Leukocyten, nach den oben erwähnten Charakteren, obwohl ich zu aller Sicherheit das Wort in Fig. C und R noch mit einem Fragezeichen versehen habe. Ich weiss nicht, als was man sie sonst ansehen könnte; an irgend welche Organanlagen — etwa Drüsen — ist nach den Fundorten nicht zu denken, auch ist ihre Lage dafür viel zu locker.

Abweichende Formen des Theilungsprocesses bei einzelnen Zellenarten von Amphibien.

a. Hodenepithel (Spermakeimzellen, Fig. S, S. 258).

Diese Zellen sind die einzigen bei diesem Thier, welche erhebliche Abweichungen in der Form der Theilungsfiguren von dem bisher Beschriebenen zeigen.[1] Man findet dies schon in 36 (S. 170 ff., Taf. IX) näher beschrieben. Da diese Formen für die allgemeine Theilungsmechanik wichtig sind, habe ich die Theilung der Hodenzellen wiederholt untersucht und kann einige Punkte daraus jetzt präciser stellen.

Die Hauptabweichungen gegenüber anderen Amphibienzellen liegen hier in folgenden Punkten:

1. Die radiären Formen des Mutterkerns sind verhältnissmässig kurzdauernd, die Form, die der Aequatorialplatte (Umordnung) entspricht (Fig. S. 4, 5), ist dem gegenüber sehr langdauernd. — Daher findet man in den Präparaten ganz vorwiegend häufig die letzteren Formen.

2. Die Sternform neigt zur Unregelmässigkeit, d. h. zu gebogenen und geschlängelten Fädenlagen (Fig. S, 3).

3. Die Zahl der Segmente scheint erheblich geringer zu sein, wie bei anderen Zellen.

4. Die an die Umordnung (Metakinese) anschliessende Form weicht auffallend darin ab, dass die centralen Enden der Schleifenschenkel (wo sie schon frei sind, vergleiche den folgenden Satz) nicht, wie sonst (z. B. Fig. 43 und 44, Taf. IIIb) schräg nach dem Umfang divergiren und durcheinander geschoben liegen, sondern regelmässig parallele Richtung haben, wie Längsreifen an einer Tonne (Fig. S, 4, 5 und 74, Taf. IVb).

5. Besonders: die Segmentirung der Fäden verschleppt sich meistens bis in und selbst über das Stadium der Umordnung.

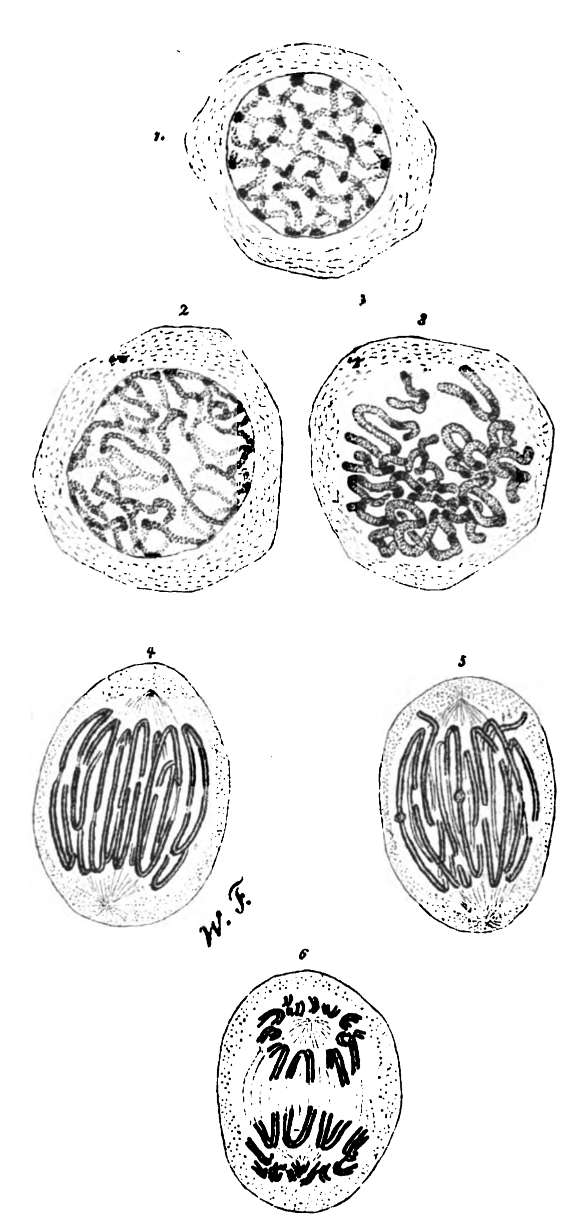
Hiermit habe ich einen Punkt in meiner früheren Darstellung a. a. O. (S. 171) zu berichtigen. Ich hatte damals gefunden, dass in diesen Tonnenformen der Hodenzellen (4, 5 hier) vielfach die chromatischen Fäden beider Seiten im Aequator in einander übergehen. Da ich aber vorhergehende Formen, wie Fig. 35 a, b, d in 36 Taf. IX, sowohl lebend als fixirt gefunden hatte, so glaubte ich, dass jene Zusammenhänge stets auf einer secundären, zufälligen Berührung und Conglutinirung von Fädenenden im Aequator beruhen müssten.



1) Bei den Theilungen der rothen Blutzellen scheinen mir zwar Annäherungen an die der Hodenzellen vorzukommen; bei der Ungunst der ersteren Objecte konnte ich dies aber noch nicht sicherstellen.

Dass dies auch hier vorkommt, ist ganz möglich. Ich kann es aber nicht mehr als den alleinigen Erklärungsweg ansehen, nachdem

Fig. S.



Aus dem Hoden von Salamandra maculata, zur Zeit der spermatogenen Epithelwucherung (Juli), 1. 2. Alkohol, Schnitt, Alauncarmin, Damar; 3. 4. 5. 6. frisch mit Essigsäure-Gentiana gefärbt. Sämmtliche Zellen aus Spermatocysten (vergl. Fig. X). 1. in Ruhe, Kern mit dem bekannten, schönen Gittergerüst der männlichen Spermakeimzellen; 2. Knäuelform der Kernfigur; 3. der Sternform entsprechend, aber kranzartig, indem die Segmentirung noch nicht weit fortgeschritten ist. 4. 5. Formen der Metakinese, den Acquatorialplatten anderer Zellenarten vergleichbar (Fig. 42, 43, Taf. IIIb), aber mit dem Unterschied, dass in letzteren die Segmentirung in gleiche Schleifen schon fertig, hier aber prolongirt und noch im Gange ist.

6. ein Tochtersternpaar, Ausnahmefall, wo sich die Schleifen der schon getrennten Tochterfiguren längsgespalten zeigen. Gewöhnliche Form dagegen vergl. **34**, Taf. XVII, Fig. 9, hier: 74 b.

Nach der Regelmässigkeit der Figurenformen entspricht die Zeichnung durchaus den Objecten. Für den Zinkdruck ist nur das schematisirt, dass die Längsspaltung in Fig. 4, 5, 6 an den Objecten nie eine so scharfe und breite helle Spalte bietet, wie sie hier der Deutlichkeit wegen angegeben ist; es scheint hier stets etwas Quellung der Fäden aufzutreten. Ferner mussten die angeschwollenen Stellen in Fig. 5, die am Object homogen aussehen und nur manchmal eine Spalte zeigen, für den Zinkdruck etwas körnig schattirt werden.

ich eine sehr grosse Anzahl solcher Figuren mit den neuen Mitteln näher untersucht habe. Ich fand dabei nämlich:

a) Dass in den radiären Knäuelformen der Hodenzelltheilungen (Fig. S, 3) vielfach die Segmente sehr ungleich lang erscheinen, wie dies ja auch anderswo vorkommt.

b) Dass in den folgenden Tonnenformen (Fig. S, 4, 5) so häufig und sicher von Pol zu Pol durchreichende Fäden zu finden sind, dass mir die Annahme einer äquatorialen Verschmelzung für ihre Erklärung nicht ausreichend erscheint.

c) Es kommen, wie a. a. O. S. 171 beschrieben, an solchen durchgehenden Fäden vielfach Stellen vor, die entweder eine leichte Anschwellung tragen oder verdünnt und blasser erscheinen (a. a. O. Fig. 59, hier: 4, 5).

Solche Stellen kommen aber nach meinen jetzigen Befunden nicht blos im Aequator vor, wie ich damals annahm, sondern auch sehr vielfach an anderen Stellen (Fig. S, 4, 5 hier). Damals hielt ich sie für Orte, wo eine Verschmelzung erfolgt sei. Jetzt nehme ich an, dass sie entweder alle oder doch die verdünnten Stellen, vielmehr Segmentirungsstellen sind, und komme so, besonders auch unter Berücksichtigung von Punkt a) zu folgender Erklärung:

Es handelt sich hier wesentlich um eine Verspätung der Segmentirung, wie oben in 5. angegeben ist. Solche Verspätung kann ja (s. oben) bei anderen Zellenarten bis weit in die Sternformen hineinreichen, woraus dann kranzartige Formen resultiren können. Hier reicht sie noch weiter, bis in die Aequatorialplatte und selbst, wenn man will, darüber hinaus. Die Figur wird in die gleichlangen Schleifen, die man in den Tochterkernfiguren (Fig. S, 6) ganz deutlich findet, so zögernd zerlegt, dass sie theilweise noch in sich zusammenhängt, wenn schon lange eine dicentrische Anordnung in ihr obwaltet.

Figuren, wie S, 4, 5 und 74, würden sich also mit solchen vergleichen lassen wie Fig. 1, K 1, Taf. VI, also schon auseinandergerückten Tochterfiguren, wenn man sich bei diesen hinzudenkt, dass ein Theil der Schleifenenden noch mit einander in axialer Richtung zusammenhängend geblieben wäre, was freilich bei solchen Hautepithelien nicht oder wohl nur als seltne Ausnahme vorkommt.

Die Beobachtung einer lebenden Hodenzelltheilung, wie ich eine solche in 36, Fig. 35 mitgetheilt habe und seitdem in einigen glücklichen Fällen wieder machen konnte, lässt sich mit dieser Auffassung durchaus vereinigen. Man sieht hier in den Anfangsformen zwar einzelne deutliche, vollkommen gut abgrenzbare Segmente ganz isolirt und oft von der übrigen Figur abrückend (a. a. O. Fig. 35 a, b), aber in dem Gewirr der übrigen können bei der Blässe des Objects

noch zahlreiche länger zusammenhänge Stücke liegen, welche dann auch in. 35 c und d vorerst noch ungetrennt bleiben würden.

Hiermit freue ich mich, der Anschauung STRASBURGER's über die Kerntheilung in einem Punkte nahe zu kommen: er nimmt (132 a) für seine Objecte eine „äquatoriale Spaltung der Kernplatte" d. i. eine Continuitätstrennung ihrer Elemente im Aequator an, in den Stadien, welche meiner Aequatorialplatte oder Metakinese entsprechen; und er hat mit richtigem Blick gerade meine Beschreibung der Hodenzellentheilung dazu in Beziehung gesetzt (S. 334). Ich habe nach dem Gesagten zuzugeben, dass hier in dem betreffenden Stadium wirklich noch Trennungen von Fäden, und dass sie zum Theil auch im Aequator vorkommen; freilich auch zugleich und sehr oft ausserhalb desselben (s. Fig. S, 4 u. 5). Aber hieraus ist nicht zu entnehmen, dass sich diese Objecte oder andere thierische unter STRASBURGER's Ansicht einfügen liessen, nach der überall eine äquatoriale Continuitätstrennung von Fäden vorkäme, wovon später.

Die Neigung dieser tonnenförmigen Figuren zur Herausrückung einzelner Schleifenhälften, namentlich an den polaren Enden (Fig. S, 5, oben) wurde schon früher beschrieben (36, Fig. 44, 45, 59). Es ist dies kein Kunstproduct der Reagentien, obwohl es vielleicht durch sie verstärkt werden mag; man sieht es auch in der überlebenden Zelle (a. a. O., Fig. 35 d). — Vielfach sind so herausgerückte Schenkel um ein sehr bedeutendes kürzer, als die zugehörigen längsliegenden Schenkel, was auch in minderem Maass bei anderen Zellenarten vorkommt. Es muss also wohl die Knickung hier erst nach und nach gegen die Mitte des künftigen Tochtersegments fortschreiten, denn bei diesem letzteren halbirt sie die Schleife nachher gerade oder doch annähernd (Fig. S, 6, Fig. 74 b). [In letzteren Figuren sind die Schleifenschenkel zum Theil in schräger Verkürzung gezeichnet, sind aber in der That unter sich gleich lang.]

Es ist für die Untersuchung und Deutung der Hodenzellentheilungen ein übler Umstand, dass die chromatischen Fäden hier, bei Anwendung der verschiedensten Reagentien, sehr zur Quellung neigen. Diese geschieht hier durch alle möglichen Reagentien, auch durch Chromsäure; somit werden die Doppelfäden sehr oft wieder zur Verquellung gebracht und man constatirt sie daher nur an einer Minderzahl von Exemplaren (am besten frisch nach der Anfertigung), so dass ich früher (36, S. 173, 212), zweifeln konnte, ob die Längsspaltung hier typisch vorkommt und glauben konnte, dass in den Tochtersternen oder gar schon vorher eine Wiederverschmelzung erfolgt, was ich jetzt aufgeben muss (s. o.). Denn an frisch gemachten Präparaten mit sauren Farblösungen sieht man doch in den

radiären und in den Tonnenformen vielfach die dicken Fäden aus zwei Längszügen zusammengesetzt [1]), und findet die einen Tonnen reicher an chromatischen Fäden als die andern und dabei dünnfädiger; freilich ist das aber bei der Kleinheit und dem ungünstigen Bau dieser Figuren weit weniger klar als in anderen Geweben, um so mehr da man nicht sagen kann, wie viel Quellung noch im Spiel ist. Die Totalform der Figuren wird dagegen hier durch Alkohol, Pikrinsäure, Chromsäure und organische Säuren ziemlich gleich gut erhalten. Doch sind im Ganzen schlechte Conservationen hier häufiger als in den anderen Geweben.

Auch hier also wieder ein Beispiel (vergl. Abschnitt I, Eizelle), dass sich die Keimzellen beider Geschlechter gegen Reagentien eigenthümlich anders verhalten, als andere Gewebszellen.

Was die eigenthümlichen Anschwellungen an den chromatischen Fäden sind, die in den Tonnenformen hier vorkommen (Fig. S, 4), weiss ich noch nicht absolut zu entscheiden, kann aber nur annehmen, dass sie entweder Segmentirungsstellen oder (zufälligen) Conglutinationen von Fädenenden entsprechen, in beiden Fällen durch die Quellung verändert. In anderen Zellenarten finde ich nichts Aehnliches.

Die nächsten Formen der Tochterfiguren nach der Trennung der besprochenen Tonnenformen haben bei den Hodenzellen die Form schöner regelmässiger Hohlsterne, die sich in der Folge mehr abflachen und in denen sich bei polaren und schrägen Ansichten die deutlichsten centralen (polaren) Umbiegungen erkennen lassen (Fig. 74 b, Taf. IV b hier, Fig. 46, Taf. IX in 36).

Die Zahl der Schleifen in diesen Tochterkernen ist doppelt so gross, wie es der Halbirung einer Tonnenform ohne Längsspaltung (Fig. 74 b und a, Taf. IV b) entsprechen würde; ich habe hier früher (36) den Irrthum begangen, die Zahl der Tochterschleifen als ebensogross anzunehmen, wie die der ungespaltenen Schleifen einer Hälfte der Tonnenfigur, ein Irrthum, den ich schon oben corrigirt habe. Ich war dazu verleitet worden durch die Dicke, welche die Fäden dieser Figuren oft durch Quellung, in den späteren Stadien dann auch durch ihre physiologische Verdickung und Verkürzung erlangen (s. oben), und welche den Fädendurchmessern in der ungespaltenen Mutterfigur dann manchmal wenig nachgiebt. Ausserdem habe ich damals vielleicht auch gerade Variantenformen, wie Fig. S, 6, mit wieder conglutinirten Fäden gesehen und mit in Rechnung gestellt. Denn solche Tochtersternpaare mit Doppelfäden habe ich

---

1) Für den Zinkdruck Fig. S schärfer ausgesprochen, als es dem Object entspricht, vergleiche Erklärung.



auch bei Hodenzellen[1]) seitdem einige Male deutlich gesehen; für Fig. S, 6 gilt übrigens wie für die anderen, dass die Trennungslücke nicht so breit und deutlich war, als sie sich im Zinkdruck macht. Wie diese Formen zu denken sein können, ist oben erwähnt; bei den übrigen Gewebszellen können sie, bei ihrer Seltenheit und mit Rücksicht auf die vorhergehende Fädenlängsspaltung, nichts Anderes als, so zu sagen, pathologische Varianten, Abartungen des Processes sein, die sich am nächsten so auffassen lassen, dass die Paare von Schwesterspaltstrahlen sich nicht local trennen, sondern in der Metakinese zusammen bleiben. Eine abnorme nochmalige Längsspaltung der Fäden in den Tochterkernen lässt sich deshalb schwerlich annehmen, weil dann die Zahl grösser werden müsste, als es nach den Befunden erscheint.

Die folgenden Tochterknäuelformen der Hodenzellen (in 36, Fig. 47) bieten nichts Besonderes im Vergleich mit anderen Zellenarten.

Die achromatischen Spindeln sind hier besonders deutlich. Die Polarstrahlungen in der Zellsubstanz, die ich hier früher noch nicht gefunden hatte, lassen sich mit Oelimmersion vielfach sehr gut erkennen (Fig. S).

Für die allgemeinen Vermehrungserscheinungen dieses Epithels, behufs der Spermabildung, sowie für die letztere selbst darf auf die Angaben in 38 verwiesen werden (vgl. hier Fig. X).

b. Rothe Blutzellen.

Auch diese Zellen zeigen eine Besonderheit des Theilungsprocesses. — Die Kernfigur durchläuft auch hier, wie bekannt ist[2]), die sonstigen wesentlichen Phasen; bei der relativen Kleinheit der Zelle und Grösse der Kernfigur lassen sich aber schwer alle Einzelheiten feststellen. PFITZNER (107) glaubt einige Abweichungen der chromatischen Figur zu finden, über die er Mittheilungen vorbehalten hat. Auffallend ist jedenfalls die schön regelrecht (körperlich, nicht flach) runde oder ellipsoide Form der Sterne (Längsspaltung sehr deutlich), und die ebenso regelmässige bauchige Tonnenform der schon getrennten Tochterformen; Stadien, die Fig. 42, 43, Taf. III b recht genau entsprächen, habe ich noch nicht gefunden[3]) und

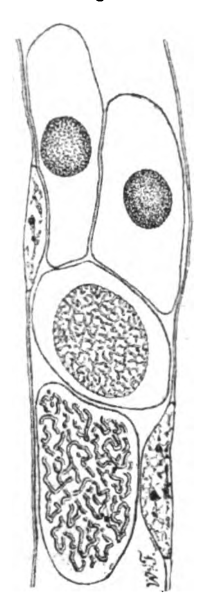
1) Vergl. oben andere Gewebszellen, wo sie bis jetzt nur in äusserst wenigen Exemplaren gesehen sind.

2) 34, S. 395. PEREMESCHKO, 104. Ich habe in der betreffenden Arbeit nicht „einige“, wie PEREMESCHKO sagt, sondern sehr viele Theilungen rother Blutzellen untersucht.

3) Ich habe mich seit lange nicht mehr näher mit den Theilungen der rothen Blutzellen beschäftigt, weil sie von anderer Seite in Angriff genommen waren.

das Umordnungsstadium, das vielleicht sehr kurz währt, ist hier näherer Untersuchung werth. Die achromatische Spindel hat PFITZNER (a. a. O.) zuweilen deutlich gesehen; sie ist hier stärker wie anderswo verdeckt durch die chromatische Figur.

Fig. T.



Ein Capillargefäss der Salamanderlarve im Mundboden, darin steckend vier rothe Blutzellen, davon die zwei unteren im Beginn der Theilung. Chromsäure, Hämatoxylin. — Die beiden oberen Zellen, mit ruhenden Kernen, haben wie gewöhnlich bei Chromsäurewirkung eine künstliche Membran bekommen, und ihre Kerne sind compact geworden. Die Schattirung der Kerne drückt die Tinction aus. Der nächst untere Kern ist vergrössert und zeigt eine halb knäuel-, halb netzförmige Fadenstructur. Der unterste in dickfadiger Knäuelform; der Fadenknäuel dehnt sich fast durch die ganze Zelle aus, und hat an Volum gegen die ruhenden Kerne sehr stark zugenommen.

In der Wand des Gefässes zwei Endothelkerne.

Aber was hier nun die Haupteigenthümlichkeit abgiebt und was mir beim ersten Auffinden der Theilungen dieser Zellen auffallen musste (a. a. O.), das ist die relative Massenzunahme der chromatischen Figur. Man vergleiche die ruhenden Kerne rother Blutzellen oben in Fig. T mit der Knäuelform unten daselbst. Es steht ausser allem Zweifel, dass hier nicht blos der Umfang, sondern die Gesammtmasse der chromatischen Knäuelfigur und weiter Sternfigur[1]) gegen die des ruhenden Kerns zunehmen muss. Es sind hier nur zwei Möglichkeiten, entweder es wird tingirbare Substanz während der Karyokinese aus der Zellsubstanz der Blutscheibe in den Kern hineingenommen, oder die Kerne der rothen Blutzellen enthalten das Chromatin in einem stark verdichteten Zustand, so dass es bei der Vertheilung doch ausreicht, um die ganze vergrösserte Kernfigur zu speisen. An das letztere lässt sich deshalb denken, weil die Kerne der rothen Blutzellen sich bei Kernfärbungen sehr viel intensiver tingiren, als die der meisten anderen Zellenarten.[2]) Indessen es fragt sich, ob letztere Erklärung ausreicht und ob nicht angenommen werden muss, dass in der That ein erheblicher Theil der Zellsubstanz hier in die Kernfigur aufgenommen wird.

Es fragt sich aber auch dann, in welcher Form dies geschieht. STRASBURGER (132a, S. 330) hat den Fall der rothen Blutzellen dort verwerthet, wo er die Fäden der achromatischen Spindel aus der Zellsubstanz ableitet; er denkt, es würde hier nur mehr

1) 34, Taf. XVII, Fig. 21, 20.

2) Die Leukocyten verhalten sich darin ähnlich.

von letzterer, als gewöhnlich, in den Kern aufgenommen. Aber dahin passt dieser Fall doch nicht. Die achromatische Spindel ist bei den rothen Blutzellen jedenfalls recht klein, für sie ist keine Massenzunahme zu erklären; es handelt sich um die der chromatischen Figur. Wenn diese aus der Zellsubstanz heraus erfolgt, so muss man geradezu annehmen, dass auch die chromatischen Fäden Theile von dieser aufnehmen. Vor Allem scheint eine genauere Untersuchung der Theilungen dieser Zellen nöthig, wozu sich aus bekanntem Grunde besonders Proteus anguineus empfehlen dürfte.

Beziehungen zu den Verhältnissen bei Triton.

Aus den Bezugnahmen der obigen Beschreibung auf die Befunde an Triton (Peremeschko, 102—106, Klein, 74, 75 b und besonders Retzius, 113) ergiebt sich schon, dass redenswerthe Abweichungen gegenüber Salamandra hier nicht vorkommen. Ich möchte dies hier noch präcisiren und einige blos scheinbare Abweichungen als solche kennzeichnen.

Nach den Arbeiten von Peremeschko und auch noch nach denen Klein's konnte man glauben, dass solche Abweichungen in ganz erheblichem Maasse existirten. Um nur die wesentlichsten hier hervorzuheben: Peremeschko hatte überhaupt nicht alle die Phasenformen, die bei Salamandra vorkommen, bei Triton beobachten können; er liess hier die anfänglichen (Knäuel-)formen ganz oder theilweise aus Körnern bestehen, liess diese in der Folge ohne alle Ordnung im Kern sich vertheilen, nahm an, dass noch in den Sternphasen ausser den Fäden Körner aufträten, bezweifelte die Längsspaltung der Fäden (obwohl an Reagentienpräparaten auch von ihm gesehen), liess die Tochterkerne zu homogenen Klumpen werden und konnte somit auch gerade das Wesentlichste, was ich gefunden hatte, die regelmässige Reihenfolge und Rückfolge der Formen, nicht bestätigen. Klein dagegen fand dieselbe vollkommen bestätigt, ebenso wie er den Habitus fast aller Figuren ganz meiner Beschreibung entsprechend darstellte; soviel ich nach den beiderseitigen Zeichnungen urtheilen darf, verdankt Klein dies Resultat der grösseren Vollkommenheit seiner Conservationen und Färbungen gegenüber denen Peremeschko's. Unbestätigt von Klein blieb dagegen damals 1. das Vorkommen der Aequatorialplattenform [2]), 2. die Längsspaltung der Fäden.

Darauf hat nun Retzius mit grösster Sorgfalt, Vervollkommnung

1) Diese war dagegen von Peremeschko auch an der Tritonlarve richtig gesehen und beurtheilt worden (S. 183 a. a. O.).



der Behandlung und besonderer Berücksichtigung des lebenden Objects die Theilungen an der Tritonlarve nochmals untersucht; das Resultat war, dass er nunmehr hier auch die Aequatorialplatte und die Längsspaltung als constante Erscheinung vorfand und im Uebrigen noch specieller, wie früher KLEIN, meine Auffassung des Theilungsganges bestätigte. Gleichzeitig (75 b) war KLEIN in den beiden erwähnten Punkten selbst zu dem gleichen Resultat gelangt (a. a. O. S. 442).

Nach diesen Ergebnissen habe ich die beste Aussicht, dass auch der einzige, allerdings sehr wesentliche Punkt, der bisher bei Triton sich noch abweichend zu verhalten scheint, sich als homolog mit den Verhältnissen bei Salamandra ergeben wird. Dieser betrifft die achromatische Figur und die Polarstrahlungen in der Zellsubstanz. KLEIN giebt ausdrücklich an (a. a. O. S. 443), dass die achromatische Spindel bei Triton nicht zu finden sei. RETZIUS (S. 122 a. a. O.) hat sie in einzelnen Fällen hier deutlich gesehen, enthält sich aber eines Urtheils über ihr allgemeines Vorkommen hierselbst. Von Polarstrahlungen haben beide Forscher nichts dargestellt. [1])

Offenbar sind also diese Dinge bei Triton sehr schwer zu finden. Ich erlaube mir aber den Analogieschluss: da sie bei Salamandra und zugleich z. B. bei Eizellen von Echinodermen, Mollusken und Würmern in gleicher typischer Beschaffenheit vorkommen (Taf. VII), so werden sie auch wohl bei Triton nicht fehlen, der Salamandra so nahe steht.

In einem Punkt habe ich bereits RETZIUS zugestimmt und eine Vermuthung, die ich früher gehegt hatte, damit aufgegeben: eine Wiederverschmelzung der längsgespaltenen Fäden in den Tochtersternformen braucht nicht angenommen zu werden. Die Gründe dafür sind oben (Tochtersternform) angegeben.

In einem andern Punkt — betreffend die „Kranzformen" des Mutterkerns — ist RETZIUS gleichfalls vollkommen im Recht, wenn er diese Form als einen besonderen typischen Abschnitt der Formenreihe in Abrede stellt, es ist nur zu bemerken, dass ich selbst dies schon in der von ihm benutzten Arbeit (36) gethan habe. Ich darf dafür auf S. 199—200 daselbst und darauf verweisen, dass ich in der Tabelle der Zelltheilung S. 227 a. a. O., welche auf der folgenden Seite reproducirt wird, die Kranzform des Mutterkerns wie

---

1) KLEIN bespricht dieselben, ihr sonstiges Vorkommen und ihre Bedeutung auf S. 444, hat sie aber bei Triton offenbar in ihrer typischen Form nicht vor sich gehabt (vergl. hier die Figuren auf Taf. IIIa und IIIb, und Fig. H, S im Text).

(Aus 36, S. 227).

Mutterkern (progressiv)	**Tochterkerne** (regressiv)
Gerüst (Ruhe)	Gerüst (Ruhe)
Ansammlung des Chromatins zum ↓	Wiedervermischung des Chromatins und Achromatins. ↑
Knäuel,	Knäuel,
der sich allmählich lockert, unter Verdickung seiner Fäden.	der sich allmählich verdichtet, Unterbrechungen des Fadengewindes sind nicht mehr deutlich.
Segmentirung, d. i. deutliche Trennung in Fadenstücke. Bevor die Segmentirung ganz vollendet ist, tritt gewöhnlich eine ↓	Unterbrechungen des Gewindes werden immer weniger und undeutlicher sichtbar (Verschmelzung von Fädenenden?) ↑
Kranzform	Oft: Kranzform.
des Fadengewindes auf, offenbar schon Einleitung zu dem folgenden radiären Typus.	Die Fäden nehmen geschlängelte Lagen an.
Die Segmente biegen sich zu Schleifen, beginnen sich nach dem Typus: Winkel der Schleife nach dem Centrum, freie Enden der Schenkel nach der Peripherie, zu ordnen, und so entsteht die ↓	↑
Sternform.	Sternform.
(In dieser und der vorliegenden Phase werden die achromatischen Fäden deutlich).	
Systolen und Diastolen des Sterns. Längsspaltung der Strahlen, die aber auch schon in den vorigen Phasen geschehen kann.	Längsverschmelzung von je zwei Fäden? (Jetzt aufgegeben.)
Nachdem in den Systolen des Sterns schon Versuche dazu gemacht sind, folgt die ↓	↑
definitive Umordnung der Schleifen in den Typus: Winkel nach den Polen, freie Enden nach dem Aequator (gilt für je eine Hälfte der vorhandenen Schleifenzahl).	Allmähliche Wiederordnung der Schleifen in je einer Tochterfigur nach dem Typus (in Beziehung auf die künftige Halbzelle): Winkel nach dem Centrum, freie Enden nach der Peripherie.
Damit ist entstanden die ↓	↑

→ Aequatorialplatte. →

der Tochterkerne nicht mehr unter den numerirten Hauptphasen angeführt, mit kleinem Druck unterschieden und nur als „gewöhnlich oder oft“ eintretend erwähnt habe.

Im Uebrigen befinden Retzius und ich uns hinsichtlich der Phasen und ihrer Folge in fast vollkommenem Einklang; die scheinbare Differenz ist nur äusserlich. Retzius sagt (S. 128): „statt in die acht Theilungsphasen Flemming's lasse sich der Process nach den biologisch wichtiger erscheinenden Vorgängen in sechs Phasen theilen.“ Meine citirte Tabelle ergiebt zunächst, dass in ihr nur acht Phasen herauskommen, wenn man die kleingedruckten Kranzformen mitrechnet, was ich nicht intendirt habe. Die Ausgangs- und Endpunkte (Ruhe) sind natürlich nicht als Phasen mitzuzählen. Dann bleiben beiderseits sechs Formen:

Flemming:	Retzius:
a. Mutterknäuelform.	a. Mutterknäuelform.
b. Segmentirung.	b. Segmentirung.
c. Sternform.	c. Sternform.
d. Aequatorialplatte.	d. Längsspaltung der Fadenschleifen.
e. Tochtersternform.	e. Tochtersternform.
f. Tochterknäuelform.	f. Tochterknäuelform.

Somit bleibt der einzige wirkliche Unterschied, dass Retzius die Aequatorialplatte als besondere Phase strich und dafür die Längsspaltung der Fadenschleifen setzte.

In beidem liegt nun durchaus keine fundamentale Differenz, denn Retzius erkennt und erklärt die Aequatorialplatte gerade so wie ich, wofür ich nur seine Fig. 22 und 23 Taf. XII und S. 118 anzuführen brauche, und ebenso sind wir darüber einig, dass die Längsspaltung der Fäden ein constanter und wesentlicher Vorgang ist.

Wir gehen lediglich darin auseinander, dass ich die Aequatorialplatte, *weil sie die Umordnung der monocentrischen zur dicentrischen Anordnung repräsentirt*, als besondere Phase hervorgehoben wissen möchte, während Retzius dies nicht für erforderlich hält. Ferner darin, dass Retzius aus der Längsspaltung der Fadenschleifen eine besondere Phase machte. Hierzu bestand bei der damaligen Lage der Kenntnisse hinreichender Grund. Ich hatte zwar schon kurz angegeben (36, S. 213), dass die Fädenlängsspaltung schon in der lockeren Knäuelform oder der Kranzform erfolgen könne, aber man konnte dafür erst auf weitere Bestätigung warten. Diese habe ich aber nun geben können, in sehr zahlreichen Fällen fand ich Knäuel, die noch ganz die Totalform des ruhenden Kerns zeigen (Fig. K

hier, Fig. 5, Taf. III in 38), durch und durch längsgespalten. Aehnliche Bilder hat nun auch KLEIN von Triton mitgetheilt (75b, Taf. 48 d, f). Es scheint mir, dass sich hiernach aus der Fädenlängsspaltung, als einer Erscheinung, die aus der ersten Phase (a) bis in die dritte Phase (c) hinüberspielen kann, keine besondere Eigenphase machen lässt.

Was die Aequatorialplatte angeht, so hat RETZIUS darin vollkommen recht, dass sowohl dieser Name, als der STRASBURGER'sche Name Kernplatte [1]) für die Formverhältnisse, wie er sie bei Triton fand, nicht grade geeignet scheint, denn hier ist die Figur (RETZIUS, Fig. 22, 23) ziemlich hoch tonnenförmig. Bei Salamandra finde ich sie schon mehr äquatorial abgeplattet (Fig. N, Fig. 42, 43, Taf. IIIb hier, Fig. 10—13, Taf. VII, 36), und möchte darauf aufmerksam machen, dass diese Form am lebenden Object (Fig. 1 g, h, i, Taf. VI hier) meist noch regelmässiger plan abgeschnitten erscheint, als an Reagentienpräparaten, wo die Schleifen wohl oft etwas verschoben werden. Bei anderen Objecten (Batrachier, Säugethiere, viele Eier) ist diese Figur dagegen flacher und imponirt durchaus als eine Platte. — Ich würde trotzdem den langen Namen gern aufgeben, da er nicht auf alle Verhältnisse gleich gut passt, das Stadium erscheint mir aber zu wichtig, um es ohne Bezeichnung zu lassen, wenn man doch die übrigen (Sterne, Knäuel) mit einer solchen versieht; und ich schlage also vor, statt Aequatorialplatte Metakinese, d. h. Umordnungsphase zu sagen (s. Benennungen).

Endlich besteht noch die Differenz, dass RETZIUS die abwechselnden „Systolen und Diastolen" des Muttersterns [2]), die ich von Salamandra beschrieb, bei Triton nicht gefunden hat. In eine Beobachtung von RETZIUS setze ich keinen Zweifel und muss also annehmen, dass die Erscheinung bei Triton wenig oder gar nicht hervortritt. Bei den lebenden Zellen von Salamandra ist sie unverkennbar. Dass ich sie aber schon lange nicht mehr etwa als Contraction auffasse und also die Namen Systole und Diastole aufgegeben habe, und wie ich sie erkläre, ist oben (S. 212) besprochen; diese Erklärung ist mit den Befund von RETZIUS nicht in Widerspruch (s. oben a. a. O.).

Schliesslich noch eine Bemerkung zur Verständigung über die zu unterscheidenden Phasen; ich habe nicht, wie RETZIUS wohl angenommen hat, empfehlen wollen, dass man alle in der oben abgedruckten Tabelle besonders verzeichneten Formen [3]) als gleichwerthige Phasen festhalten sollte, vielmehr habe ich in derselben

---

1) Der sich ja übrigens zugleich auf die vorhergehenden Sternformen bezieht.

2) Näheres hierüber oben.

3) Knäuel, Segmentirung, Kranzform, Sternform; Aequatorialplatte; Sternform, Kranzform, Knäuelform.

Arbeit (36, S. 188) schon das vereinfachte Schema der Hauptglieder in der Reihe aufgestellt, das hier gegeben wird:



Diese möglichste Vereinfachung möchte ich hier in Vorschlag bringen; wir haben dann fünf Phasen. Die Segmentirung sowohl, als die Fädenlängsspaltung bleiben für den ganzen Process gewiss, wie RETZIUS mit Recht hervorhob, ebenso typisch, wie jede von jenen fünf Formerscheinungen; aber da sie beide sich über den Zeitraum von zweien der letzteren (1 und 2) erstrecken, so scheint es mir zweckmässiger, sie nicht Phasen zu nennen, da man doch mit diesem Wort „zeitlich aufeinanderfolgende Erscheinungsformen“ bezeichnen will.

Abweichende Kernfiguren. Theilungen in mehr als zwei Zellen.

Die Frage, ob es bei Amphibien noch ganz bersondere abweichende Formen indirecter Zelltheilung giebt, wird bis jetzt nur aufgeworfen durch einen von PEREMESCHKO (106) mitgetheilten Fall, in dem im lebenden Epithel der Tritonlarve eine Sternfigur beobachtet wurde, bestehend aus einer compacten Mittelmasse mit dünnen, spitzen Strahlen, die deutliche amoeboide Bewegungen zeigte. Die Strahlen bogen sich, bewegten sich pseudopodienartig, die Centralmasse rückte zeitweise in sie hinein und consolidirte sich wieder, wenn die Strahlen feiner und kürzer wurden. Dann wurde die Figur ungemein blass, darauf bildete sich eine tonnenförmige Figur, theilte sich, und es folgte Theilung der Zelle. Noch einige Male, doch minder deutlich, hat PEREMESCHKO das Gleiche gefunden.

Da ich bei sehr vielen Arbeiten am lebenden Epithel der Salamanderlarve niemals Aehnliches gefunden habe, und ebensowenig RETZIUS bei der Tritonlarve, so muss ich mich einstweilen jeder Beurtheilung dieses Befundes enthalten.

Gleichzeitige Theilungen von Zellen in mehr als zwei Töchter, wie solche von MARTIN (89) bei Säugethier (Carcinomen), von STRASBURGER (133a, Fig. 180) aus dem Embryosack von Leucoium beschrieben wurden[1]), mit tripolaren oder (MARTIN) pluripolaren Kernfiguren, sind von mir und Anderen bei Amphibien noch nicht beobachtet, ihr Vorkommen auch hier gewiss sehr möglich, sie müssen aber dann hier recht selten sein. Zwar hat schon EBERTH (28, Taf. XIX, Fig. 19) im Endothel der Froschhornhaut eine Zelle (damals von ihm

1) S. auch SOLTWEDEL, 127. Beispiel hier: Taf. VIII, Fig. 5.

als Zelle mit vier Kernanlagen erklärt) mit vier Kernfiguren gefunden, welche ich nach ihrem Habitus und Gegenüberstehen für zwei Paar Tochtersterne, oder Uebergänge zu Knäueln halten möchte. Diese Form lässt sich demnach nicht ohne Weiteres als eine in gleichzeitige Viertheilung deuten, sondern kann nach dem Habitus der Figuren auch eine zweikernig gewesene Zelle sein, deren Kerne sich eben theilten, ohne dass der Zellkörper folgt. Solche Theilungen mehrkerniger Zellen, mit Totalerhaltung des Zellkörpers, habe ich nach und nach auch im Haut- und Kiemenepithel bei Salamandra recht viel gefunden (Beispiele: **36**, Taf. VII, Fig. 16, **38**, Taf. III, Fig. 3), und im Hodenepithel sind sie äusserst häufig (Fig. 10 hier, und in **38**).

Einiges Physiologische über die Zelltheilung bei Amphibien.

Die Dauer des gesammten Theilungsprocesses beträgt in Epithelzellen von Salamandra 2—5 Stunden (meist 2—3), ähnlich ist es bei Triton [1]). In Zellen aus dem Hoden, wo ich in einigen Fällen lebende Theilungen auf längere Dauer verfolgen konnte [2]), scheint es etwa rascher zu gehen. Es ist vollkommen möglich, dass andere Zellenarten auch bei Amphibien sich darin abweichend verhalten. — Nach SCHLEICHER's Beobachtungen bei lebenden Froschlarven scheint es hier mit der Dauer ähnlich zu sein: seine Fig. 2 giebt für die Dauer von einer Muttersternform bis zur Ruhe der Tochterkerne 2 Stunden 15 Minuten an.

Ueber die veranlassenden Bedingungen für die physiologischen Theilungen thierischer Zellen lässt sich noch wenig sagen. Das Eine steht fest, was übrigens nahe genug liegt, dass reichliche Ernährung das Eintreten reichlicher Zelltheilungen befördern, und Nahrungsmangel es hindern kann. Bei Amphibienlarven wenigstens ist dies von mir (35) und RETZIUS (113) so gefunden worden: gut gefütterte zeigen im Durchschnitt viel, hungernde wenig Theilungen, doch können sich manchmal auch bei länger hungernden welche finden. Ich habe seither eine längere Versuchsreihe gemacht, um zu bestimmen, ob die Tageszeit bei Salamanderlarven von bestimmterem Einfluss auf die Zellenvermehrung sei, das Resultat war auf die Dauer dasselbe, das schon früher notirt wurde (35, S. 18—19), dass sich in den Morgen- und Vormittagsstunden mehr Larven mit

1) **34**, S. 363. RETZIUS **113**, S. 113.

2) Sie starben zu rasch ab, als dass man den ganzen Verlauf erhielte. — In einem Fall verlief von der Form, welche die Sternform des Mutterkerns einleitet, bis zu der Knäuelform der Tochterkerne etwa eine Stunde (**36**, Taf. IX, Fig. 35).



Theilungen, und an sich grösserer Reichlichkeit der Theilungen fanden, als in den Mittags-, Nachmittags- und Nachtstunden; doch dies nur im Durchschnitt, man trifft sie auch zu letzteren Zeiten oft recht reichlich, wie es Retzius auch bei Triton gefunden hat (S. 127 a. a. O.). Bei meinen Versuchen wurde letzthin immer die Vorsicht gebraucht, den Larven Tag und Nacht über reichliche Nahrung zur Verfügung zu lassen (Daphnia, Cyclops und Tubifex), um auszuschliessen, dass durch bestimmte Fütterungszeit auch bestimmte Theilungszeiten involvirt würden. Trotzdem war die Häufung in den Morgenstunden ersichtlich; es ist aber möglich, dass die Thiere während der Nacht oder der frühen Morgenstunden mehr fressen, und dass sich davon das Resultat nach einigen Stunden einstellt.

Retzius (a. a. O.) hat ausgedehnte Versuche über den Einfluss des Lichts auf die Zelltheilung bei Tritonlarven gemacht und bisher gefunden, dass ein solcher weder für vollständige Lichtentziehung, noch für verschiedenfarbiges Licht zu constatiren war, mit der einzigen Ausnahme, dass tiefbraunes Licht das Eintreten von Theilungen zu behindern schien.

Ich theile bei dieser Gelegenheit beiläufig einen merkwürdigen Befund mit, den ich nun jahrelang immer wieder gemacht habe. Wenn man jüngere Salamanderlarven im Halbdunkel hält, so nehmen sie durch stärkere Pigmententwicklung eine dunklere Farbe an. Setzt man solche Larven in weissen offenen Gefässen ans helle Licht, so werden sie binnen einigen Tagen hell und durchsichtig; ein sehr bequemes Mittel für das Studium lebender Theilungen, das bei solchen aufgehellten Thieren sehr erleichtert wird. Es ist dies deshalb bemerkenswerth, weil die Sache nicht etwa blos auf einer Contraction der verästelten Pigmentzellen zu runder Form beruht, wie man sie von vielen Thieren (z. B. Frosch) kennt, man findet vielmehr die Pigmentzellen auch an den hellgewordenen Larven in etwa eben so grosser Zahl verästelt, wie bei den dunklen Thieren; aber der Reichthum an Farbstoff ist bei den ersteren geringer, und es muss sich also doch wohl wirklich hier um einen pigmentzerstörenden Einfluss des hellen weissen Lichts handeln.

Was a. a. O. 35 angegeben ist, dass die Zelltheilungen sich schubweise bei je einer Larve zu häufen pflegen, habe ich seitdem immer nur bestätigt gefunden. Wenn man eine Anzahl (zu gleicher Tageszeit) Larven untersucht, und bei der einen an irgend einem Körpertheil — etwa Flosse — zahlreiche Theilungen findet, bei der anderen wenige oder keine, so kann man darauf rechnen, dass die erste auch in anderen Theilen, Kiemengerüst, Muskeln, Bauchfell, reichliche Theilungen hat, die andere wenig oder keine. Das ist gegen wenige Ausnahmen die überwiegende Regel. Da nun aber

bei andauerndem solchem Verhalten, falls nur die Verpflegung reichlich ist, alle Thiere in einem Gefäss recht gleichmässig wachsen, so ist wohl mit vollem Recht von Theilungsschüben und Theilungspausen zu reden.

Solche Schübe und Pausen kommen auch sehr evident im Hoden des erwachsenen Thieres vor, zur Zeit wo das Epithel behufs der Spermatogenese wuchert, worüber sich nähere Angaben in 36, S. 249 finden. Aus dem Endosperm der Pflanzen sind sie durch die botanischen Arbeiten (s. besonders Strasburger) bekannt und verlaufen hier so regelmässig, dass fast alle Kerne eines Orts in gleicher Theilungsphase gefunden werden.

Im polarisirten Licht hat Retzius die chromatischen Fäden der Kerntheilung isotrop gefunden, wie dies auch die lebend-sichtbaren Substanztheile der ruhenden Kerne sind.

Nachtrag zu Cap. 20, I A.

Bemerkungen zu einigen neuesten Angaben Strasburger's über die Zelltheilung bei Amphibien,

Als dies Buch grösstentheils geschrieben war [1]), ging mir am 15. September d. J. durch die Güte des Verfassers eine Abhandlung Strasburger's zu (133a), deren Hauptgegenstand — pflanzliche Zelltheilung — weiter unten besprochen wird. Strasburger hat aber

1) Der Text war bis S. 226 im Druck, die Abbildungen fertig mit Ausnahme von Taf. VIII und Fig. N, P und Y im Text. Geschrieben war das vorstehende Stück des ersten Abschnitts vom zwanzigsten Capitel, sowie ein Theil der folgenden Capitel. An Allem bis zu vorliegender S. 272 habe ich mit Rücksicht auf die erwähnte Abhandlung nichts zu ändern gehabt. Besonders sei bemerkt, dass meine Abbildungen theils (Taf. I, II, III, VI) bis Juni 1882, theils (die übrigen mit Ausnahme eingangs erwähnten) bis Ende August d. J. fertig eingesandt wurden, und keine auf die betreffende Publication bezüglichen Aenderungen erfuhren. Speciell die Abbildungen auf Taf. IIIa und IIIb sind theils im Winter 1881—82, theils um Ostern 1882 von mir gezeichnet, also ein halbes Jahr vor dem Erscheinen von Strasburger's Tafel III, die einiges Aehnliche enthält.

Das nachfolgende Capitel über Pflanzenzellen dagegen und einen Theil der Schlussbesprechungen habe ich nach Kenntnissnahme der Abhandlung Strasburger's noch umgearbeitet und einfacher gestalten können, als intendirt war, da der Verfasser sich in sehr wesentlichen Punkten jetzt meinen Anschauungen genähert hat.



jetzt auch einige Untersuchungen über die Theilung bei Salamandra angestellt; seine Mittheilungen darüber bespreche ich hier gesondert, um einerseits die erfreuliche Uebereinstimmung zu constatiren, die im Wesentlichen vorliegt, andererseits einige Punkte zu erörtern, in denen STRASBURGER von mir abweicht.

In Uebereinstimmung mit mir, PFITZNER, KLEIN und RETZIUS [1]) erkennt STRASBURGER für Salamandra an, dass der ruhende Kern eine feine Fadenstructur enthält; dass sich aus dieser im Anfang der Theilung ein Windungsknäuel, allem Anschein nach ohne Unterbrechung, bildet, welcher sich weiter lockert, zugleich verkürzt und verdickt; dass dann dieser Faden sich in gleiche Stücke segmentirt; dass diese Stücke sich zu Schleifen biegen; dass diese Schleifen eine Ordnung annehmen, in welcher ihre Biegungswinkel nach dem Centrum der Zelle und ihre Schenkelenden noch peripher liegen (meine Sternform); dass zu dieser Zeit die (achromatische) Spindelfigur kenntlich wird; dass die Schleifen nach ihrer Scheidung in zwei Tochterhälfte-Gruppen so zu liegen kommen, dass sie die Winkel nach den Polen und die Enden nach äquatorial- oder auswärts wenden (meine Tochtersternform); dass darauf ihre Fäden Windungen annehmen, mit ihren Enden mit einander verschmelzen [2]) und so eine Knäuelform bilden (meine Tochterknäuelform); dass aus dieser sich das feinere Fadenwerk des Ruhezustandes zurückbildet und dass während der vorigen Form die Zelltheilung eintritt. — Dies ist, wie man sieht, im Wesentlichen der Inhalt meiner früheren Befunde. Es ist damit sachlich auch die umgekehrte Repetition der Mutterformen durch die Tochterformen zugegeben.

Im Einklang mit BALBIANI (8, 9) und PFITZNER (108), dem ich mich ja hierin ebenfalls anschliessen konnte (vergl. oben S. 132, 204), nimmt STRASBURGER eine Vertheilung der färbbaren Substanz in dem Fadenwerk des ruhenden Kerns, wie auch in den chromatischen Fäden der Kernfigur, in Form von Körnchen an. Er nennt dieselben Nucleo-Mikrosomen.

Die Punkte, in denen STRASBURGER von den meinigen abweichende Ansichen vertritt, sind folgende:

1. Er nimmt im Anschluss an BALBIANI (9) an, dass das Fadenwerk des ruhenden Kerns auch bei Amphibien, ja überhaupt, in Form eines einzigen, durchgehenden, knäuelförmigen Fadens vorhanden sei, nicht in Form eines verästelten Balkenwerkes.

---

1) RETZIUS' Arbeit (118) scheint STRASBURGER nicht bekannt gewesen zu sein.

2) Nicht etwa in toto verschmelzen, was STRASBURGER früher angenommen hatte, sondern sich mit ihren Enden vereinigen, wie ich es, allerdings nur vermuthungsweise, hingestellt habe (84, 86, s. S. 242 hier).

Meine Stellung zu dieser Vermuthung BALBIANI's findet sich im 2. Abschnitt, S. 113—114, ausgesprochen.

Die Bedenken, die dort erwähnt sind, lassen mir eine solche Verallgemeinerung nicht durchführbar scheinen. Der tingirte Kern von Salamandra, den STRASBURGER in 3. Fig. 181 zeichnet, kann mich darin nicht schwankend machen; es mag auf meine eigenen (Taf. IIb, Taf. V) und RETZIUS' (II, 90) Bilder verwiesen sein, die mit ebenso guten optischen Mitteln als jene gezeichnet sind. Uebrigens beziehe ich mich ja auch auf frische Kerne (s. a. a. O.) Ich erkenne die Frage aber gern als discutabel an.

2. In Bezug auf die Formgestaltung der Kernfigur weicht STRASBURGER in 4 wesentlichen Punkten von mir ab:

a) die Längsspaltung der chromatischen Kernfäden (Fig. 40, 41, Textfiguren K, L, M, N, vergl. RETZIUS und KLEIN), welche die Zahlverdoppelung und die Verfeinerung der Fäden in den Mittelphasen erklärt, wird von STRASBURGFR in diesem Sinne geleugnet; er giebt zwar zu (S. 81), dass Formen, wie etwa meine Fig. 40 oder L vorkommen, an denen „die Mikrosomen der Fäden in zwei Reihen geordnet seien", glaubt aber, dass dies „nur in grossen, locker gebauten Kernen, in flachzelligen Geweben" vorkomme, und behauptet, dass es nicht zur wirklichen Längstheilung der Fäden führe.

Diese Behauptung ist leicht zu widerlegen und erklärt sich nur dadurch, dass STRASBURGER's Erfahrungen an Salamandra, nach seinem eigenen Geständniss (S. 81), nicht besonders ausgedehnt gewesen sind. — Die Längsspaltung und die wirkliche, zur Zahlverdoppelung führende Längstrennung der Fäden ist ohne jeden Zweifel vorhanden als typische Erscheinung der Kerntheilung, bei Salamandra und bei Triton, wie bei Säugethieren[1]), und wie ich denken möchte, auch bei Pflanzen[2]), bei flachzelligen wie bei rundzelligen[3]), gross- wie kleinzelligen Geweben.[4]) Sie findet sich in kugelrunden[5]) Sternformen des Bindegewebes ebenso wie im flachen Epithel. Bilder, welche die Spaltung selbst und die Trennung der Strahlen zeigen, wie die der Fig. N, S. 234, habe ich zu

1) Fig. 72, Taf. IVb.

2) Fig. 70 und Fig. 61 vergl. mit 65, Taf. IVb.

3) Fig. R, S. 256.

4) Ebenda, ferner rothe Blutzellen, Taf. XVII in 84. — Ganz kleine Bindegewebszellen von Amphibien haben die schönsten spaltstrahligen Sternformen.

5) Es ist hierbei gar keine Rede davon, dass, wie STRASBURGER argwöhnt, alle von mir gezeichneten Sternformen eigentlich flach sein sollten. Dafür hat man die Stellschraube. Besonders im Bindegewebe suche man runde Sterne.



vielen Hunderten gesehen, verglichen, gemessen und demonstrirt. Das Nähere darüber ist auf S. 215, 220 zu finden.[1])

Dort findet man auch, schon im Voraus, die Erklärung dafür, dass STRASBURGER zu einer abweichenden Ansicht kommen konnte. An Objecten, wo die Kernfiguren mehr oder weniger Quellung haben, werden die Spaltstrahlen wieder verbacken und die Fäden der feinstrahligen Sterne können so anschwellen, dass die Feinstrahligkeit grade nicht auffällt. Das kommt auch bei Chromsäureobjecten vor, bei sonst ganz guter Fixirung der Figurenform.[2]) Man muss deshalb, wie ich gethan habe, ein sehr grosses Material sichten, um über die wirkliche Sachlage klar zu werden.

Damit hängt es auch zusammen, dass STRASBURGER zu der Annahme kam, die beiden Mikrosomenreihen, also die Spaltstrahlen, sollten „in den anschliessenden Stadien" wieder verschmelzen. Diese anschliessenden Stadien würden also meine geradstrahligen Sterne und weiter Aequatorialplatten sein. STRASBURGER hat hier Sterne mit halbwegs conglutinirten Spaltstrahlen für Wiederverschmelzungen genommen (s. oben, Sternform und Längsspaltung). Richtige feinstrahlige Sterne, wie meine Fig. N, 2 oder RETZIUS' Fig. 20, scheinen ihm also nie zu Gesicht gekommen zu sein, und ebenso scheint er keine eigentliche Aequatorialplatte gesehen zu haben (Fig. 42, 43, Fig. N, 3), worüber unten. Eine solche richtige Aequatorialplatte ist feinstrahlig und die Strahlen nicht doppelfädig (auch nicht mit ZEISS 1/18, das ich ja besitze). Es kommen, wie ich notirt habe, zwar äusserst selten Ausnahmefälle vor von Aequatorialplatten mit etwas dickeren Fäden (36, Taf. VII Fig. 12), und gleichfalls äusserst selten schon getrennte Tochtersternpaare, welche doppelfädig sind (34, Taf. XVII Fig. 9). Die letzteren können aber nur als Varianten erklärt werden (s. o. S. 332, 261), die ersteren entweder ebenso, oder durch Quellung. Eine Aequatorialplatte von der typischen Form, wie etwa Fig. N 3 oder 43, welche Doppelstrahlen gehabt hätte, habe ich noch nie gefunden.

Im Ganzen steht es aber völlig sicher, dass bei Amphibien nach den zahlreichen Bildern, wie Fig. N, die Verdoppelung der Schleifenzahl, welche sich nachher in den Tochterkernen findet,

1) Dies Buch kann nicht mit Bildern überladen werden; wenn erforderlich, kann ich die betreffenden Uebergangsformen, wie sie Fig. N zeigt, in grosser Zahl demonstriren.

2) Es mögen z. B. auch bei manchen der Larven, die ich Herrn E. HEUSER gesandt habe und die vielleicht für STRASBURGER's jetzige Arbeit mit gedient haben, solche Quellungen vorgelegen haben. Man kann es der Larve äusserlich nicht ansehen, wie die Kiemenepithelien fixirt sind.

auf die Längsspaltung der Schleifen zurückzuführen ist. Und das ist auch gleich von Interesse für das Folgende. Denn wenn, wie STRASBURGER jetzt will, in der Mutterkranzform (d. i. der Uebergang vom Knäuel zum Stern) noch eine zweite Querhalbirung der Schleifen stattfinden sollte, so müssten die folgenden Tochterkernfiguren nicht die doppelte, sondern die vierfache Anzahl von Schleifen haben, wie die noch nicht längsgespaltene Muttersternfigur, woran gar nicht zu denken ist.

b) STRASBURGER hat gefunden, dass bei Pflanzentheilungen die Segmentirung des chromatischen Fadenknäuels in zwei Abschnitten erfolgt: der eine entspricht der Zeit meiner Knäuelphase, der andere erfolgt vor oder gleichzeitig mit meinem Stadium der Umordnung (Metakinese, Aequatorialplatte). Nun macht STRASBURGER den Versuch, dies auch auf die Theilungen bei Salamandra zu übertragen. Die erste Segmentirung lässt er, wie ich, in der Knäuelform erfolgen (z. B. Fig. 34, 36 hier); die zweite soll in der Kranzform liegen, einer Form, die ich (s. o.) schon lange als typische aufgegeben und den Sternformen untergeordnet habe, weil sie im Ganzen schon radiär arrangirt ist. [1]) Hier war durch meine ersten Arbeiten gezeigt, dass die peripheren Schlingen solcher Kränze hier und da Trennungen erleiden können (z. B. 34, Taf. XVII Fig. 11), ich habe aber längst eingesehen, dass das hier nicht in der ganzen Figur zu einem bestimmten Zeitpunkt stattfindet, und beschrieben, dass die Segmentirung, schon im Knäuel beginnend, sich stellenweise bis in diese Formen verspäten kann (Näheres s. o. S. 202, 209). STRASBURGER versucht nun also, in der Kranzform als zeitlich bestimmt eine zweite Segmentirung eintreten zu lassen, indem die peripheren Schlingen der Kränze sich hier, und zwar im Aequator durchweg trennen sollen. [2])

Dieser Versuch ist aber verfehlt; er ist nur dadurch möglich gewesen, dass STRASBURGER nicht auf die relative Länge der Fadensegmente in den Knäuelformen, und in den Sternformen und Aequatorialplatten geachtet hat. Ich habe dies längst gethan, und grade daraus ergab sich mir die Sicherheit, dass die Segmentirung bei Amphibien an keinen ganz beschränkten Zeitpunkt gebunden ist, zwar hauptsächlich und manchmal ganz in die Knäuelform fällt, aber sich auch bis in die Sternformen, bis nahe an die Trennung verzögern kann (Näheres s. a. a. O.). Nämlich in Knäuelformen,

1) z. B. Fig. 8, 3 hier; Fig. 6, 7, Taf. XVII in 34.

2) Wobei mir STRASBURGER (S. 81) den Vorwurf macht, dass ich hier zwei verschiedene Vorgänge zusammengebracht hätte. Dass die Ungenauigkeit in diesem Fall nicht auf meiner Seite ist, sieht man aus dem Folgenden.



wie Fig. 14, 33, 35, Fig. K, die noch die Totalform des alten Kerns und die Kernmembran haben, wo es sich also sicher um die erste Segmentirung handelt, findet man Segmente durchschnittlich [1]) von der gleichen Länge, wie sie die Schleifen (Summe beider Schenkel) in den Sternformen wie Fig. 39 haben. [2]) Wenn STRASBURGER's Meinung zuträfe, und sich die Fäden nachher nochmals halbirten, so müssten in den späteren Formen Fig. 39, 42, 43, 44 die Schleifen nur halb so lang sein, als die kürzesten Segmente in den Formen, die eben erst in der ersten Segmentirung begriffen sind (33, 34, 36). Sie sind aber vielfach gerade ebensolang. Ja sie sind in den Aequatorialplatten und den anfänglichen Tochtersternformen (Fig. 42—44) sogar noch erheblich länger; letzteres ergiebt sich aber aus der wirklichen Verlängerung der Fäden (vergl. etwa Fig. 39 mit 43), die während der Längsspaltung eintritt und nachher (in den Tochtersternen, Fig. 45) wieder zurückgeht.

Ich brauche mich für das Gesagte übrigens nicht blos auf meine eigenen und RETZIUS', sondern kann mich auch auf STRASBURGER's Abbildungen beziehen, die in dieser Beziehung sehr instructiv sind. Die Länge der Segmente in seinen segmentirten, noch mit Membran versehenen Knäuelformen Fig. 184—186, stimmt sehr gut mit der der Schleifen in seinen Sternformen (Kernspindeln mit Kernplatten nach STRASBURGER), Fig. 192 ff., keineswegs aber damit, dass sich jene Segmente nochmals halbirt haben sollten.

Bei Bindegewebezellen des Säugethieres (Fig. 33) findet man überhaupt relativ kurze Segmente. Wenn diese sich nachher nochmals halbiren sollten, so müssten die nachfolgenden Sterne viel kurzstrahliger sein, als sie gefunden werden.

Dass man in den Knäueln und oft auch in den Kränzen neben den kurzen Segmenten auch längere antrifft (z. B. Fig. 36), ist natürlich, da die Segmentation ja dort noch im Gange ist und sich oft weiter verspätet.

Ich bitte noch zu berücksichtigen, dass die Fäden in den Figuren ja vielfach auf grosse Strecken im optischen Quer- und Schrägschnitt gegeben werden mussten. Man kann natürlich aus einem solchen Bild nicht durchweg so auf die Länge schliessen, als es am Object mit Beihülfe der Schraube vielfach noch möglich ist.

---

1) NB. Bei Zellen der gleichen Gewebsform! Ausserdem kommen allerdings auch bei diesen geringe Schwankungen vor, eine Zelle braucht nicht genau so lange Schleifen zu haben wie die andere. Ich urtheile im Durchschnitt und nach sehr grossem Material.

2) Natürlich sind nur solche Messungen ganz zuverlässig, bei denen die Segmente ganz oder nahezu horizontal liegen, kein grösserer Fadentheil im optischen Querschnitt steht.

Natürlich können solche Punkte überhaupt nur an einem grossen Material untersucht werden, und müssen solche Conservationen bevorzugt werden, bei denen die Kernfiguren recht locker und sperrig ausgefallen sind.

Die betreffende Ansicht STRASBURGER's ist also für Amphibien und Säugethiere nicht durchführbar [1]), wobei gegen die jetzt von ihm entdeckte, doppelte Segmentirung bei manchen Pflanzen durchaus kein Zweifel erhoben wird. Es würde nichts Befremdendes und fundamental Differentes haben, dass der Segmentirungsprocess des Knäuels sich bei den einen Zellenarten in zwei Abschnitte abgrenzt, während er bei anderen auf den gesammten betreffenden Zeitraum vertheilt liegt. [2])

Ich führe hierzu auch an, dass nach STRASBURGER's Angabe (S. 24 a. a. O.) in den Pollenmutterzellen von Tradescantia „der Fadenknäuel des Mutterkerns sich erst dann segmentirt, wenn die vorbereitenden Anordnungen zur Bildung der Kernplatte (d. i. meine Sternform der chromatischen Figur) bereits getroffen sind.“ Es kann sich darnach also auch bei Pflanzen die ganze Segmentirung bis in Stadien verzögern, wo bei den Amphibien nur noch ihre letzten Nachzügler zu finden sind.

Im Falle, dass STRASBURGER den besprochenen zweiten Segmentationsschub für Amphibien in den Kranzformen allgemein hätte durchführen können, so wäre damit eine seiner früheren Ansichten im Princip gerettet gewesen. „Die Theilung der Kernplatte wird im Aequator vollzogen“, so hiess es früher (132a, S. 331), und damals wurden die sehr unbequemen Verhältnisse bei Salamandra von ihm in der Weise gedeutet, dass theilweise die Längsspaltung der Fäden aushelfen musste (a. a. O., Zeile 25 ff.): die beiden Längshälften sollten sich in der Aequatorialebene von einander trennen. Nunmehr hat STRASBURGER von der Fädenlängsspaltung wenigstens so viel gesehen, dass er solches mit Recht unmöglich haltbar findet; denn die Längsspaltung erfolgt in allen möglichen Ebenen. [3]) Nun soll also eine äquatoriale Quertrennung von Fäden im Spiel

---

1) Bei Triton ist es ebenso, wie ich eben zeigte, vergl. bei RETZIUS, **113**, etwa Fig. 7, 8 daselbst mit **14**, **19**, **25**.

2) Die von STRASBURGER beschriebene Trennung der Yförmigen Schleifen bei den Pollenzellen von Fritillaria persica entspricht ihren Folgen nach übrigens der Längsspaltung der Fäden bei den Thierzellen, denn durch beide Processe wird ihre Zahl für die Tochterkerne verdoppelt. — Der Form nach ist freilich der Unterschied, dass nach STRASBURGER's Beschreibung sich dort der Winkel der Schleife (Fuss des Y) trennt, während bei Thierzellen der ganze Faden sich längs spaltet.

3) Und wie ich gezeigt habe, beginnt sie schon in den Knäuelformen. Fig. K, M.

sein, für welche in meiner alten Kranzform Unterkunft gesucht wird. — Aus dem Obigen ergiebt sich, dass ich auch diesen Rettungsversuch nicht geglückt nennen kann.

c) Ein dritter Punkt bei STRASBURGER enthält einen interessanten und wichtigen neuen Befund, der Angriff aber der dabei auf meine Beschreibung gerichtet wird (133a, S. 85), ist wenig motivirt. — STRASBURGER hat jetzt gefunden, dass die Umordnung der Fadenschleifen — als welche er die Elemente der „Kernplatte" ja jetzt überall anerkannt — zu den beiden Tochtergruppen in der Weise geschieht, welche ich nach seiner Schilderung a. a. O., S. 13 u. a., Fig. 27 ff. u. a. hier auf Taf. VIII (s. Erkl.) schematisch darzustellen mir erlaube: der eine Schenkel jeder Schleife liegt mehr polar, der andere mehr äquatorial gerichtet; es biegt sich jetzt das polare Ende jedes Fadens zu einem Haken, während die frühere Biegung der Schleife sich gerade streckt. Die Biegung läuft nun allmählich, während sich die Tochterfiguren vom Aequator entfernen, vom polaren Ende am Faden entlang, bis sie wieder in der Mitte oder doch nahe an dieser angelangt ist [1]) (Fig. 7 g h). Dies überträgt STRASBURGER nun auch auf die Verhältnisse der Theilung bei Salamandra: in der Form meiner Aequatorialplatte, wie er annimmt, biegen sich auch hier die polar gerichteten Schleifenenden um, der vorher central gerichtete Winkel streckt sich gerade (Fig. 1 h i, Taf. VIII) und es läuft nun die Biegungswelle von polar her am Faden entlang, bis dieser als Tochterschleife die Knickung wieder etwa in der Mitte hat (Fig. 1 i k).

Zunächst muss ich annehmen, dass STRASBURGER, bei der geringen Ausdehnung seiner Untersuchungen bei Salamandra, gar keine oder nur höchst selten eine wirkliche typische Aequatorialplatte zu sehen bekommen hat, wie ich sie z. B. hier in Fig. N, S. 234, 3, sowie Fig. 42, 43, Taf. IIIb zeichne, und in einer ganzen Reihe in 36, Taf. VII, Fig. 10—14 demonstrirte. Es erklärt sich auch nur so STRASBURGER's Aeusserung, dass meine Abbildungen (womit 10—13 a. a. O. gemeint sein müssen) der Aequatorialplatte nicht mit der Natur übereinstimmten. Er hat eben wohl keine ordentliche solche gesehen, denn sonst würde doch eine so eigenthümliche Form auf seiner Tafel nicht haben fehlen dürfen; seine Fig. 208 ist eine sehr untypische Form, seine Fig. 209 ein schon getrenntes Tochtersternpaar. — Diese Misserfolge STRASBURGER's sind erklärlich, da wie oft erwähnt, die betreffenden Formen nur kurz dauern und also seltener getroffen werden (vergl. oben).

1) Bei anderen Pflanzen wird der Process jedoch auch etwas abweichend beschrieben, vergl. Pflanzenzellen.

Aber hiervon ganz abgesehen, kann die Deutung, die Strasburger der Umordnung giebt, auch für Salamandra sehr wohl richtig sein. Es ist auch mir aufgefallen, dass die Schenkel in diesem metakinetischen Stadium oft von auffallend ungleicher Länge sind, und man findet darüber hier auf S. 232 einige Bemerkungen, die mit Strasburger's jetziger Theorie der Umordnung ganz gut stimmen. Das Gleiche ergiebt sich aus meinen Befunden über die Hodenzellen (S. 260). Ich hatte einstweilen nicht viel Werth auf dies Verhalten gelegt; Strasburger hat es gethan, und wie ich anerkenne, mit vollem Recht, denn Alles, was sich hier nur finden lässt, ist wichtig für die Kenntniss der Theilungsmechanik, obwohl durch die Annahme einer „Eigenbewegung" der Kernfäden (Strasburger) einstweilen doch nichts erklärt wird.

Vorausgesetzt aber, der Vorgang sei so, wie dieser ihn auffasst, so bleibt das, was ich als das Wesen dieser Umordnungsphase beschrieben habe, nicht minder wahr. Ich habe beschrieben (vergl. S. 195 und 231), dass in der vorhergehenden Sternform die Schleifen mit dem Winkel nach dem Centrum der Zelle stehen, und dass sie in der Aequatorialplatte sich so umlagern, dass sie nachher in der Tochtersternform die Winkel nach den Polen kehren (Fig. 1 g, Fig. 1 k l, Taf. VIII). Dies ist nun thatsächlich richtig und wird durch Strarburger's eigene Beschreibung bestätigt, was übrigens nicht mehr nöthig war. Die Art, wie die Schleifen in die letztere Lage kommen, habe ich bei der Dichtigkeit dieser Figuren bei Amphibien einstweilen nicht näher ermitteln können und mir die Vorstellung darüber gemacht, dass der Knickungswinkel der gleiche bliebe und die Schleife sich mit diesem an der chromatischen Spindel polwärts verschöbe.[1] Wenn wir nach Strasburger anzunehmen haben[2], dass dabei vielmehr die Knickungsstelle am Faden entlang wechselt, so verdient diese Bereicherung der Kenntnisse volle Aufmerksamkeit, aber das Endresultat bleibt dasselbe: „Winkel nach den Polen."

1) Die Vorstellung einer Abstossung von Schenkelenden, einer Anziehung von Schleifenwinkeln durch die Pole habe ich ausdrücklich als „eine Construction zur Erleichterung des Verständnisses" hingestellt (86, S. 228, 206), und wenn Strasburger sie wörtlich nimmt (S. 85 a. a. O.), so ist dies also nicht meine Schuld.

2) Dies muss ich nach den Befunden bei Pflanzen allerdings wahrscheinlich finden, es aber bei Thieren erst durch nähere Untersuchung sicher stellen, denn die beiden Figuren (208 und 209), auf die Strasburger sich dabei bezieht, können mir dafür noch nicht überzeugend sein. Fig. 208 kann man, da die Spindel fehlt, nicht ansehen, ob es wirklich eine Aequatorialplatte ist oder ein loser Knäuel. Fig. 209 ist, wie gesagt, eine schon getrennte Figur. Cförmige oder Sförmige Biegungen der Fäden kann man nicht ohne Weiteres als etwas Typisches nehmen, sie kommen hie und da auch an Sternformen vor, und können sowohl durch vitale Unregelmässigkeiten der Figur, als durch das fixirende Re-

Endlich:

d) STRASBURGER leitet die chromatische Spindel, bei Salamandra wie bei Pflanzen, aus hineingedrungener Zellsubstanz ab, die sich nur mit Kernsaft vermischen soll. — Die ersten Anfänge der achromatischen Figur sind STRASBURGER entgangen, ich habe sie seither genauer untersucht und hier S. 220 ff. und Taf. IIIa demonstrirt; man findet dort die Gründe, welche gegen STRASBURGER's Ansicht sprechen, oder ihre Gültigkeit doch nur theilweise zulassen.

Anhangsweise habe ich noch Folgendes zu STRASBURGER's Arbeit 133a zu bemerken:

Ich behauptete oben, dass mein Satz „die Formen der chromatischen Mutterkernfigur werden durch die der chromatischen Tochterkernfiguren in umgekehrter Weise wiederholt“ und überhaupt der wesentliche Theil meiner Darstellung von STRASBURGER jetzt factisch anerkannt ist. Das habe ich noch zu vertreten gegenüber einer Stelle STRASBURGER's, welche einen grossen Theil von dieser Anerkennung zu detrahiren scheint. Sie lautet (S. 89):

„In der Verschmelzung ihrer Fäden zu einem einzigen, dem Feinkörnigwerden der Fadensubstanz, ihrem Ausspinnen in die Länge, machen die Tochterkerne in der That die rückläufige Entwicklung des Mutterkerns durch. Hierin habe ich meine älteren Angaben, als auf unzureichender Induction beruhend, zu verbessern. Die rückläufige Entwicklung betrifft aber nur die Verschmelzung der Fadenenden, die Differenzirung in der Substanz des Fadens und dessen Verlängerung, nicht aber die im FLEMMING'schen Schema verlangte Gruppirung der Elemente, entsprechend den Gruppirungen im Mutterkern. Von den eben angeführten Differenzirungen in der Substanz des Fadens hat FLEMMING nichts gesehen, und so lange ich dieselben nicht kannte, war ich gegen FLEMMING's Behauptung einer rückläufigen Entwicklung, welche verlangte: „Allmähliche Wiederordnung der Schleifen in je einer Tochterfigur nach dem Typus, Winkel nach dem Centrum, freie Enden nach der Peripherie; Längsverschmelzung von je zwei Fäden (?), Sternform; die Fäden nehmen geschlängelte Lagen an; oft Kranzform; Unterbrechungen des Gewindes werden immer weniger und undeutlicher sichtbar (Verschmelzungen von Fadenenden, mit Fragezeichen); Knäuel, der sich allmählich verdichtet, Unterbrechungen des Fadengewindes sind nicht mehr deutlich; Wiedervermischung der Chromatins und Achromatins: Gerüst, Ruhe“ (36, S. 227). Auf dieses Schema konnte ich selbstverständlich nicht eingehen. FLEMMING wollte es auf das ganze Thier- und Pflanzenreich übertragen. Wie wenig es aber sowohl progressiv für den Mutterkern als auch regressiv für den Tochterkern passt, hat wohl meine jetzige Arbeit zur Genüge gezeigt. Fragen wir aber, ob nicht doch, abgesehen von dem FLEMMING'schen Schema, sich ein regressiver Fortgang in der Entwicklung der

agens bedingt sein. Ich will hiermit nichts präjudiciren und wünsche sehr, die Uebereinstimmung hergestellt zu sehen; man entschuldige aber meine Vorsicht damit, dass die beiden STRASBURGER'schen Figuren so sehr anders aussehen, als die regelmässigen Aequatorialplatten in meinen Präparaten (vergl. meine Zeichnungen 42, 43, N), in denen die Fädenlage genau copirt ist).

Tochterkerne hinsichtlich der Gruppirung der Elemente zu erkennen giebt und ob nicht etwa nach der Aenderung der progressiven Anordnungen im Mutterkern sich die regressiven Anordnungen im Tochterkern verändern — so kann auch jetzt die Antwort nur negativ ausfallen. Die regressive Differenzirung der Tochterkerne ist in dem ersten, wie dem zweiten Zellenpaare von Fritillaria persica gleich (vergl. Fig 30 u. 51, Taf. I), ungeachtet die progressive Differenzirung im ersten Zellkern einerseits, in dessen beiden Nachkommen andrerseits, so ganz verschiedene Bilder gewährt. In manchen Fällen mag [1]) eine ausgeprägte Schlängelung des bereits verdickten Kernfadens im Mutterkern, als mit relativem Substanzreichthum des Kerns zusammenhängend, in den Tochterkernen gleich nach Verschmelzung der Fäden in einer entsprechenden Schlängelung dieser ihren Ausdruck finden, doch weiter erstreckt sich die Analogie nicht. Als stets wiederkehrend und bleibend wiederholt sich nur die schon angeführte Verschmelzung der Fäden (d. h. Enden, wie ich hinzusetze) ihr Feinkörnigwerden, Verlängerung und Verdünnung derselben, verbunden mit Schlängelung."

An einer andern Stelle (S. 77), unterstellt mir STRASBURGER die „Behauptung, dass Alles mit meinem Salamandraschema übereinstimme".

Hierauf antworte ich, um fernere solche Interpretationen abzuschneiden:

1. Ich habe eine solche Behauptung niemals aufgestellt. — Ich habe ferner nicht das ganze Schema, welches soeben citirt ist (36, S. 227) auf das gesammte Thier- und Pflanzenreich übertragen wollen. Sondern ich habe gesagt, dass die Möglichkeit dieser Ausdehnbarkeit nach Analogieschluss denkbar erscheint (36, S. 188), habe von dieser Möglichkeit weiter hypothetisch gesprochen (S. 228 a. a. O., Z. 1) und habe ausdrücklich bemerkt, dass Abweichungen von jenem nach Salamandra aufgestellten Typus anderwärts vorkommen können und wirklich vorkommen (38, S. 64).

Uebrigens zeigt aber jetzt wohl STRASBURGER's neueste Arbeit dem Sachkundigen zur Genüge, dass selbst von jenem specialisirtem Schema der grösste und wesentlichste Theil in der That allgemein übertragbar ist, worüber gleich mehr.

2. Das, was ich als Repetition der Mutterformen durch die Tochterformen ansehe, und auf dessen Allgemeingültigkeit ich ausging, ist schon in 36, S. 188 zu finden, dort und in 38, S. 69 erschöpfend erläutert, hier auf Taf. VIII, Fig. 1 schematisch dargestellt und besteht in der einfachen Formel:

Mutterkern (progressiv)	Tochterkerne (regressiv)
Ruhe (Gerüst)	Ruhe (Gerüst)
1. Knäuel	5. Knäuel
2. Stern (Muttersternform)	4. Sterne (Tochtersternform)

→ 3. Aequatorialplatte →

[1]) Diese Reserve ist mir nicht begreiflich, da STRASBURGER in seiner Fig. 95, 96, 43, 117, 137, 138, 145 die deutlichsten Tochterknäuel mit gewundenen Fäden von verschiedenen pflanzlichen Objecten zeichnet und als solche definirt (S. 87 ff., Fig. 95. (Natürlich verlangt doch Niemand, dass die Anord-



Wozu selbstverständlich noch der Satz kommt, dass die Elemente der Nummern 2, 3, 4, schleifenförmige Fäden sind, die in Nr. 1 (Knäuel) durch die von mir gefundene Segmentirung entstehen (38, S. 198), und dass diese Fäden wahrscheinlich in den Tochterknäueln wieder mit den Enden verschmelzen (36, 216); wozu ferner zu bemerken ist, dass ich als das Wesentliche an der Muttersternform ihre monocentrische Anordnung, an der Tochtersternform ihre dicentrische hervorgehoben habe (36, S. 198 ff., 38, S. 69 ff.). — Dies ist, was man, wenn es beliebt, das FLEMMING'sche Schema nennen kann.

Dieses Schema wurde als allgemein anwendbar von STRASBURGER bisher bestritten, jetzt wird es sachlich von ihm zugegeben[1]), mit der Ausnahme, dass er der Muttersternform nicht für alle Objecte den radiären Bau zugesteht, welchen z. B. meine Fig. 1 e, Taf. VIII schematisch darstellt, und mit der nominellen Abweichung, dass er die von mir benutzten Benennungen, ausgenommen Knäuel, nicht braucht.

Dagegen gebe ich STRASBURGER vollkommen zu, sowohl nach eigener Untersuchung der Spermatozoenkeimzellen (S. 257) als nach seinen jetzigen Ergebnissen, dass er mit jener Kritik der Muttersternform Recht hat, indem dieselbe bei manchen Objecten sehr unregelmässigen Bau zeigt, auf welchen das Schema Fig. 1 e, Taf. VIII nicht ohne Weiteres passt. Damit wird jedoch der Monocentrie dieser Form kein Schaden gethan, welche für mich ihr hauptsächliches Wesen ausmacht.

Der von STRASBURGER angezogene Fall von Fritillaria persica (133 a, S. 90), so interessant er ist, beweist nichts gegen mein hier in Rede stehendes Repetitionsschema. Es ist hier in der ersten Zellgeneration der Habitus der chromatischen Mutterkernfigur ein etwas anderer, als in der zweiten Generation, während die regressive Metamorphose der Tochterkerne in beiden Generationen gleich ist. Aber in den Mutterfiguren beider Generationen haben wir dennoch successiv: Knäuelbildung — Segmentirung — monocentrische Anordnung (STRASBURGER, Taf. I, Fig. 7, 43, 8, 44—46, 9—20, 46), womit dem wesentlichen Inhalt meines Schemas durchaus genügt ist.

Von den Differenzirungen der Fäden, auf die sich STRASBURGER bezieht (S. 89), d. h. von den von BALBIANI entdeckten Körnern, hat weder STRASBURGER noch ich bis zum Jahre 1881 etwas gesehen, bis PFITZNER sie nach der Einführung der Oelimmersion wieder entdeckte, worauf wir

---

nung der Windungen im Tochterkern stets genau die Copie von der im Mutterkern sein soll!). Und mit dem letzten Wort des obigen Citats ist die Sache denn auch zugegeben. Dieses heisst „Schlängelung".

1) Zum Beleg dafür verweise ich auf S. 273 hier und auf den Inhalt des Capitels Pflanzenzellen; vorläufig aber schon auf STRASBURGER's (133 a) zahlreiche Abbildungen von Mutterknäuelformen, Segmentirungsstadien, Mutterstern- und radiären Kranzformen, Tochtersternpaaren, Tochterknäuelformen. Ich darf ersparen, die einzelnen Figuren hier dafür zu citiren, weil dies sonst mit fast der Hälfte seiner 214 Abbildungen zu geschehen hätte.

Wenn STRASBURGER diese Formen zum Theil mit anderen Namen benennt, als ich, so thut das nichts zur Sache.

sie dann beide, unabhängig von einander, mit dem gleichen Mittel leicht bestätigt haben. — Diese Erscheinung, so höchst bemerkenswerth und verfolgenswerth sie ist, hat mit meinem hier besprochenen Theilungsschema einstweilen keinerlei Beziehungen.

Auf STRASBURGER's S. 85 wird behauptet, ich rechnete den Zustand seiner Fig. 209 (ein Paar Tochtersternfiguren kurz nach der Trennung) „noch zu der Kranz-Sternform und Aequatorialplatte, welche Begriffe bei mir ohne Grenzen in einander übergingen und mit grosser Unbestimmtheit in meiner letzten Publication (38) gehandhabt würden". Diese Behauptung STRASBURGER's ist durchaus unrichtig. In meiner ganzen letzten Publication (38) finde ich keine Stelle, auf welche sie sich beziehen lässt, vielmehr habe ich gerade stets die radiären Formen (Sterne und Kränze) und andererseits die Umordnungsformen (Aequatorialplatten) als besondere Phasen auseinandergehalten, sowohl in der Arbeit 38 (S. 49, Zeile 7, 8 und auf der schematischen Tafel IV) als auch früher in 36 (S. 227, S. 205 ff. u. a. a. O.).

Thatsächlich wirft vielmehr STRASBURGER die radiären Formen und die Umordnungsstadien durch den Namen „Kernplatte" ohne Grenze zusammen.

Das Einzige, was meines Wissens in Nr. 38 ein Missverständniss involviren kann, ist ein Druckfehler (S. 49, Anm. 1), wo statt s. (= siehe) 5 gedruckt ist, was man auf Fig. 5 beziehen kann. Da aber Fig. 5 ein reiner segmentirter Knäuel ist, so hat das mit dem obigen nichts zu thun, der Fehler musste übrigens sofort ersichtlich sein.

STRASBURGER sagt auf S. 80 aus, „dass FLEMMING die Polaransichten abgeflachter und gestreckter Kränze stets für Aequatorialansichten gehalten habe." Das ist in dieser Fassung unrichtig, es würde richtig sein, wenn das „stets" fehlte. Es trifft zu für einige Figuren meiner ersten Arbeit (34, 1878) und für Fig. 6 und 7, Taf. VII in 36 (1880), bei denen ich solche Verwechselung noch machen konnte; seitdem ich die achromatische Figur bei Salamandra gefunden hatte (36), habe ich auch stets die Polar- und Aequatorialansichten ebenso richtig beurtheilt (vergl. 38), wie das hier geschehen ist (Taf. III a und III b).

Was endlich die Aeusserung STRASBURGER's betrifft (S. 85), „dass keine meiner früheren Abbildungen des Umordnungsstadiums (meine Metakinese, Aequatorialplatte) mit der Natur übereinstimme, mit Ausnahme meiner Fig. 14 in 36", so antworte ich, unter Verweis auf S. 279 hier oben, dass STRASBURGER selbst diese Stadien von Salamandra gar nicht zu kennen scheint, denn die einzige betreffende Abbildung bei ihm (Fig. 208) würde, wenn sie wirklich ein solches Stadium darstellt, eine sehr mangelhafte halbschematische Darstellung desselben sein (vergl. z. B. Fig. N 3 hier). In meinen Abbildungen, jenen wie anderen, ist stets die Lage jedes Fadens möglichst getreu dem Object nachgeahmt. — Nach ausgedehnter Erfahrung über die Theilungsformen bei Salamandra gestatte ich mir über STRASBURGER's Figuren 182—213 das Urtheil, dass solches auch in ihnen meistens geschehen ist; sie sind nur insofern weniger natürlich als die meinigen und die von RETZIUS, als in ihnen, wie der Verf. selbst bemerkt, ein grösserer Theil der (chromatischen) Fäden weggelassen ist, mehr als bei uns. Dies ist an sich kein Schade, und in geringerem Maasse auch von uns gethan worden, um die Bilder deutlicher zu lassen. Der Hauptfehler in STRASBURGER's Figurenreihe liegt

aber darin, dass ihr wichtige Stadien ganz fehlen, nämlich solche, welche den Beginn der Längsspaltung schon im Knäuel zeigen (Fig. K, M hier); Sternformen mit vollständig durchgespaltenen Strahlen, und mit auseinander gerückten Spaltstrahlen (Fig. 41, N 2 hier); Umordnungsstadien, welche deutlich zeigen, dass die Schleifenzahl verdoppelt und die Fadendicke halbirt ist gegenüber Sternformen, wie seine Fig. 202—207 (hier Fig. N 3, 43), und endlich Tochterfiguren von wirklicher typischer Knäuelform (Fig. 46 hier). Alle solche Formen findet man schon unter meinen früheren Bildern.

Im Capitel Pflanzenzellen und am Schluss wird weiter auf Strasburger's Arbeit zurückzukommen sein.

Schliesslich stelle ich noch kurz die Punkte zusammen, in denen ich jetzt Ansichten, die in meinen früheren Arbeiten vertreten sind, aufgegeben habe.

1. Nachdem es fraglich geworden ist, ob der Kernsaft überhaupt Chromatin enthält (38, und hier S. 130—132, S. 175, sowie Pfitzner 108, Retzius 113), fällt natürlich auch meine frühere Meinung (34), dass bei der Theilung ein Theil des Chromatins der Kernfigur aus dem Kernsaft aufgenommen werden müsste.

2. Die früher angenommene (34, 36) Längsverschmelzung von je zwei Schleifen in den Tochtersternformen (wie Fig. 44, 45) habe ich nach eigenen längeren Zweifeln, besonders aber jetzt auf Grund der Arbeit von Retzius aufgegeben.

3. Ebenso, nach eigener weiterer Prüfung, die Meinung (36), dass in den Tonnenformen der Spermakeimzellen (Fig. S, 74 a) alle von Pol zu Pol reichenden Zusammenhänge der chromatischen Fäden durch eine zufällige Verschmelzung von Enden zu erklären wären. Ich nehme vielmehr an, dass es sich um eine verspätete Segmentirung handelt.

4. Die „Kranzform“ der Kernfigur, welche sich (beim Mutterkern) als eine Sternform mit noch unvollständiger Segmentirung auffassen lässt, hatte ich schon in 38 als besondere Phase aufgegeben und thue dies noch besonders mit Bezug auf die Arbeit von Retzius.

Endlich 5. — ein Punkt, mit dem zwar keine frühere Ansicht meinerseits aufgegeben, aber ein neuer Gesichtspunkt eröffnet ist, die Umordnung der Schleifen in der Metakinese (Aequatorialplatte, Fig. 42, 43) bei Amphibien, braucht nicht so verstanden zu werden, dass der Biegungswinkel jeder Schleife an derselben Stelle bliebe und sie direct mit diesem Winkel nach dem Pol umgedreht würde, wie es in meinem früheren schematischen Bild (Taf. VIII, Fig. 1 k hier) veranschaulicht war, sondern sie kann, entsprechend Strasburger's jetzigem Befund (133 a), auch so aufgefasst wurden, dass sich ein neuer

Biegungswinkel am Ende eines Schenkels bildet, der alte Winkel gestreckt wird, und der erstere dann wieder bis zur Mitte an der Schleife entlang läuft (Taf. VIII, Fig. 1 h i).

Für die Punkte, in denen ich neue Resultate hinzusetzen, oder solche Anderer annehmen konnte, sei auf die Beschreibung (besonders S. 203—209) verwiesen.

Aufschluss über die einzelnen Differenzen, welche bei anderen Untersuchern der Amphibienzelltheilung gegenüber der hiesigen Darstellung bestanden, sowie andererseits über die Ausgleichung früherer Widersprüche findet man besonders auf S. 264 ff.

Für die weiteren Organismenformen, die im Folgenden besprochen werden, kann nach dem Vorhergehenden die Darstellung kurz so eingerichtet werden, dass geprüft wird, ob und welche Unterschiede, oder eigenthümliche Verhältnisse, gegenüber denjenigen vorkommen die bei den Amphibien festgestellt sind. Ich bemerke im Voraus, dass dies bei Manchen der Fall ist und es bei Anderen zu sein scheint, man wird also die Anordnung des Stoffes nicht so auslegen, als ob damit Alles nach den Amphibien construirt werden soll, sondern dahin, dass durch Voranstellung der am eingehendsten untersuchten thierischen Objecte die Darstellung vereinfacht werden sollte.

Es wird sich aber ergeben, dass die Abweichungen doch nicht sehr hochgradig zu sein scheinen.

B. *Säugethiere und andere Wirbelthiere.*

Die Kenntniss über indirecte Zelltheilung bei Säugethieren, Vögeln und Reptilien ist noch nicht sehr ausgedehnt, und bei der geringen Gunst der Objecte [1]) nicht sehr eindringend. Bütschli (23) hat die Remak'schen (111 ff.) Bilder der Theilungen embryonaler Blutzellen beim Hühnchen zuerst richtig, als auf Kernmetamorphose beruhend, erkannt. In pathologischen Fällen sind solche wahrscheinlich bereits von Virchow [2]) und von Heller [3]) gesehen, konnten aber damals noch keine Deutung finden. Von W. Krause (80), dann von Eberth (28) sind knäuel- und sternförmige Kernfiguren aus dem Corneaepithel des Kaninchens beschrieben und von Letzterem bereits

1) Rasches Absterben mit dem Erkalten bei Warmblütern. Relative Kleinheit der Zellen und Kernfiguren.

2) 144, vergl. 35, S. 4.

3) Nicht publicirt, vergl. 35, S. 4.

als Theilungsfiguren aufgefasst; schon vorher waren sie von E. VAN BENEDEN (13) an Kaninchenkeimen aufgefunden und mit den Befunden BÜTSCHLI's und STRASBURGER's in Beziehung gesetzt worden. Seitdem sind solche vielfach gefunden und studirt: von mir [1]) bei jungen Kätzchen, Embryonen von Kaninchen u. a., später [2]) beim Menschen aus der Cornea und im leukämischen Blut; von J. ARNOLD [3]) in menschlichen Sarkomen und Carcinomen, MAYZEL [4]) bei Säugethierembryonen und in Uterusdrüsen, GAULE [5]) aus dem Pankreas des Hundes, PFITZNER [6]) in verschiedenen erwachsenen Geweben von Hund und Schwein und bei Rindsembryonen, W. KRAUSE [7]) und KLEIN [8]) im Säugethierhoden, ALTMANN [9]), KÖLLIKER [10]) bei Embryonen, MARTIN [11]) in menschlichen Mammacarcinomen, VOSSIUS [12]) im Corneaepithel des Kaninchens. Im Tracheaepithel des Säugethieres hat DRASCH [13]) eine Theilung, ich seitdem eine grössere Zahl gesehen (vergl. unten). Bei Reptilienembryonen hat KUPFFER [14]) anlässlich seiner letzten Arbeiten zahlreiche indirecte Theilungen aller Phasen gefunden. Bei Fischen wurden die ersten Beobachtungen über solche von SEMPER [15]) gemacht, neuerdings hat HENNEGUY [16]) dieselbe am Forellenei studirt. Es mögen mir noch manche bezügliche Mittheilungen entgangen sein.

Die Frage, ob sich bei diesen vier Wirbelthierklassen erhebliche und fundamental wichtige Abweichungen des Theilungsprocesses gegenüber den Amphibien finden, lässt sich zwar nicht abschliessend beantworten, denn die Theilungsfiguren sind hier fast durchweg zu klein für genaues Durchblicken mit den heutigen Mitteln. Wahrscheinlich kann aber gesagt werden, dass solche Abweichungen, bei physiologisch-regulärem Verlauf der Theilungen, hier nicht existiren oder unbedeutend sind.

An der Cornea des Menschen und der Katze, und im mesenterialen Bindegewebe und Endothel des saugenden Kätzchens — Objecte, die mir besonders gute Conservationen gaben (38), noch relativ grosskernig sind, und an denen ich deshalb vielfach weiter gearbeitet habe — fand ich jetzt in reichlicher Menge Mutter- und Tochterstern- und Knäuelformen, nicht von denen verschieden, die ich früher gezeichnet habe; ich begnüge mich hier, ausser Fig. 33, mit Wiederholungen einiger damals schon gegebenen Figuren (71—73). Die Muttersternformen finden sich, wie bei Amphibien, theils in runder, theils in äquatorial abgeflachter Form (Fig. 71, 72); es mag dies noch

1) **85, 86.**
2) **38.**
3) **4.** Theilungen der Blutzellen; s. etwas weiter unten.
4) **97.** 5) **51.** 6) **107.** 7) **81.** 8) **75 a**, b. 9) **1, 2.** 10) **77.** 11) **89.** 12) **146.** 13) **27.** 14) **85,** 15) **123.** 16) **63.**

besonders bemerkt sein gegenüber dem Verdacht STRASBURGER's (133 a), wonach die von mir beschriebenen rundgeformten Sterne alle Polaransichten und eigentlich flach sein sollten. Man kann sehr wohl, auch ohne dass man die achromatische Spindel sieht, durch die Einstellung controliren, ob eine Sternfigur rund oder flach ist, auch noch bei diesen kleineren Säugethierfiguren. Die Spindel habe ich beim Kätzchen an Hämatoxylinpräparaten vielfach deutlich gesehen, an Safraninpräparaten, wie Fig. 71—73 sind, ist sie nicht zu erkennen, wie das an solchen ja auch bei Amphibien schlecht gelingt, an ihrem Vorhandensein hierselbst kann aber kein vernünftiger Zweifel aufkommen, um so weniger, als ARNOLD (4) sie auch von menschlichen Geschwulstzellen deutlich darstellte. — Die Form der Metakinese (Aequatorialplatte) lässt sich hier bei der Kleinheit und Dichtigkeit der Figuren nicht recht deutlich von flachen Sternen (Fig. 72) unterscheiden; da aber in den Tochtersternen oftmals deutlich centrale Umbiegungen zu sehen sind, und da ferner die Längsspaltung der Fäden (ebenda) vielfach ganz unverkennbar vorliegt, so lässt sich annehmen, dass es sich mit dem Umordnungstadium auch hier nicht wesentlich anders wie bei Amphibien verhält.

Eine besonders grosse Zahl von physiologischen Zelltheilungen beim Säugethier hat VOSSIUS (146) an der Cornea vom Kalb und anderen Thieren gesehen. Die von ihm gegebenen zahlreichen Abbildungen können ungezwungen mit den Theilungsphasen bei Amphibien in Beziehung gesetzt werden, und sind so auch vom Verfasser (S. 234 a. a. O.) gedeutet worden. Auch bei den übrigen genannten Autoren, die sich mit physiologischer Zelltheilung bei Gewebszellen von anderen Wirbelthieren beschäftigt haben, finde ich nichts angegeben, was auf besondere Abweichungen schliessen liesse, mit Ausnahme vielleicht eines Befundes von GAULE (51), welcher S. 367, Fig. 1. 2) Knäuelfiguren von etwas eigenthümlichem parallelfadigem Habitus in Pankreaszellen des Hundes beschreibt. Ich muss aber ganz seiner Vermuthung folgen, welche sie als Zwischenstadien zwischen Knäuel und Stern anspricht, etwa correspondirend der Fig. M hier S. 218, wenn man sich die Zahl der Fäden und Windungen geringer denkt und die Kleinheit der Objecte berücksichtigt.

Dagegen zeigen die Befunde ARNOLD's (4) und MARTIN's (89) über Zelltheilung in pathologischen Geweben (Sarkome, Carcinome) in der That Einiges, was von den Verhältnissen normaler Zelltheilung bei Amphibien abweicht. Die bezüglichen Figuren ARNOLD's habe ich schon früher besprochen (38, S. 59); es sind Kernfiguren mit auffallend conisch geformten, spitzigen Strahlen, die einigermaassen an den Fall PEREMESCHKO's (oben S. 269, Nr. 106)

erinnern. ARNOLD beschreibt ferner gleichzeitige Dreitheilungen von Kernen; MARTIN giebt von solchen, sowie von pluripolaren, eine grössere Zahl Abbildungen. Die Formen entsprechen zum Theil ganz dem Habitus meiner Fig. V Taf. VIII; und ich zweifle nicht an der richtigen Deutung derselben als Drei- und Mehrtheilungen, um so weniger als SOLTWEDEL (127) und STRASBURGER (133a) ganz ähnliche Formen bei Pflanzen gefunden haben.

Sehr merkwürdig und bis jetzt ohne Analogie sind hingegen Figuren, wie MARTIN's Fig. 1, 5 u. 6, wo die achromatischen Fäden[1]) nicht polar-radiäre, sondern ganz unregelmässige, gewundene Disposition haben. Man kann sie vielleicht so auffassen, dass hier die polare Anordnung in der achromatischen geformten Substanz des Kerns noch nicht vollzogen ist, aber noch bevorsteht, und dabei deren Menge besonders gross ist.

Es ist vollkommen denkbar, dass grade in pathologischer Gewebswucherung auch der Zelltheilungsprocess selbst zu Varianten und Aberrationen neigen und selbst ganz eigene Typen bieten mag, und bei dem grossen biologischen Interesse solchen Verhaltens muss es der Aufmerksamkeit der pathologischen Anatomen besonders empfohlen sein.

Als Ausnahmen werden die pluripolaren Theilungen jedenfalls zu betrachten sein, weil man sie in normal wachsenden Geweben so äusserst selten findet.

Die karyokinetischen Vermehrungen der rothen Blutzellen bei Säugethieren u. a. Wirbelthieren, oder genauer ihrer Vorstufen, der Hämatoblasten, mögen hier noch für sich besprochen sein, wobei kurz auf die Blutzellentheilungen bei Amphibien (s. o. S. 262) zu recurriren ist.

Bei letzteren hatten ich und PEREMESCHKO die indirecte Theilung rother Blutzellen im Larvenblut gefunden; auch POUCHET (110 α, vergl. 35, S. 20) hatte solche gesehen, wenn auch nicht entsprechend gedeutet. Kurz darauf erschien die Arbeit von RINDFLEISCH über Knochenmark und Blutbildung (114), in der, wohl noch ohne Kenntniss jener Befunde und ohne Berücksichtigung der Karyokinese, die Theilungen der Hämatoblasten im Knochenmark von Säugethieren als sehr zahlreich beschrieben wurden. Diese Theilungen sind, wie die dortigen Abbildungen auf den ersten Blick zeigen, sicher karyokinetische; ich habe dies sofort nach RINDFLEISCH's Publication leicht durch Säure und Färbung am Knochen-

1) Denn diesen entsprechen die betreffenden Fäden in den Figuren wohl offenbar, wenn sie sich auch, wie bekannt, in Hämatoxylin und Anderem mitfärben lassen.



mark von Meerschwein und Kaninchen verificirt, und dasselbe seitdem jährlich als Cursobject benutzt, um leicht massenhafte kinetische Theilungen vom Säugethier zu demonstriren. Dies bemerke ich mit Bezug auf eine Stelle bei BIZZOZERO [1]) (18 c[1]), welcher im Anschluss an seine früheren Arbeiten a. a. O. weitere specielle Ermittlungen über die Vermehrung der rothen Blutzellen durch indirecte Theilung bei Säugethieren und Vögeln mitgetheilt hat (18 a—c[1]). Das Missverständniss ist durch die Anmerkung aufgeklärt. Aus BIZZOZERO's letzter Arbeit ist der wichtige Fund hervorzuheben, dass in der Milz des Landsalamanders, auch beim erwachsenen Thier, constant Theilungen zu finden sind. Ich hatte schon seit einigen Jahren die Salamandermilz auf solche untersucht, und bei sehr jungen Thieren (schon umgewandelte, nicht Larven) häufig recht zahlreiche solche gefunden, bei Erwachsenen aber blieb mein Suchen vergeblich und ich unterliess deshalb die Fortsetzung der Arbeit. Dass BIZZOZERO jetzt auch bei erwachsenen Thieren die Theilungen so reichlich findet, erkläre ich mir damit, dass er stets frisch gefangene Thiere gehabt haben wird; die meinigen (da Salamandra hier nicht vorkommt) wurden erst nach einiger Gefangenschaft untersucht und mögen wohl unter den Bedingungen derselben keine sehr rege Blutzellenbildung entwickeln. — BIZZOZERO urtheilt mit Recht, dass man bei den Urodelen wohl nur die Milz als Neubildungsstelle ansprechen kann: in den Knochen habe ich hier, wie er, stets nur Fettmark gefunden.

In Geweben von Wirbelthierembryonen sind die Theilungsfiguren relativ noch kleiner als bei Erwachsenen; doch finden sich auch hier wohl erkennbare Knäuel- und Sternformen der Mutter- und Tochterfiguren, hie und da Formen, die sich als Aequatorialplatten ansprechen lassen, und es ist wenigstens in den S. 287 citirten Angaben nichts, was zu der Annahme nöthigte, dass hier principielle Verschiedenheiten vorliegen.

Die Theilungen der Eizelle und ihrer ersten Abkömmlinge bei Säugethieren, Vögeln, Reptilien und Amphibien sind bis jetzt in Bezug auf die feineren Formverhältnisse, speciell auf die am Kern ablaufenden, noch wenig bekannt. [2])

1) BIZZOZERO fasst einen früheren Satz bei mir (35, S. 20), „dass Theilungen rother Blutzellen beim Erwachsenen noch nicht nachgewiesen seien“ dahin auf, als ob er sich auch auf die Hämatoblasten im Knochenmark bezogen hätte. An den Theilungen der letzteren habe ich aber nach den damals schon vorliegenden Arbeiten nicht gezweifelt, meine Stelle bezog sich nur auf Zellen des strömenden Blutes, bei Thieren mit kernhaltigen rothen Blutkörperchen.

2) Von Arbeiten siehe besonders GÖTTE (53), HENSEN (61, 62), woselbst frühere Literatur, CALBERLA (24 a), VAN BENEDEN (12, 15 und 16), OELLACHER 100, 101), VAN BAMBEKE (11 a—11 d), O. HERTWIG (65).

Die einzigen Untersuchungen, welche bis jetzt die näheren Verhältnisse der Kerntheilungsfiguren an Wirbelthiereiern betreffen, sind kürzlich von HENNEGUY am Forellenei gemacht und vorläufig mitgetheilt worden (63). Mit meinen früheren Befunden am Echinodermenei (38, s. unten) stimmt darin überein, dass die chromatische Mutterfigur auch hier aus Fäden besteht, nicht aus Körnern, oder gar aus Anschwellungen der achromatischen Spindelfäden, wie es die früheren Untersucher von Eiern meistens angenommen hatten: auch nach HENNEGUY gehen diese Fäden aus dem Netzwerk des Kerns hervor und zeigen oft Biegungen; sie bilden eine plaque équatoriale in der Mitte der Spindelfigur und rücken in zwei Tochterkerngruppen auseinander (38, und Taf. VII, Fig. 7 ff. hier).

Abweichend von meinen Ergebnissen beim Echinidenei und bei Gewebszellen ist Folgendes in HENNEGUY's Angaben:

1. Es soll nach ihm im Zellkörper zunächst eine monocentrische Strahlung um den Kern in toto als Centrum auftreten, und dann, unter Verlängerung, sich in zwei Zell-Asteren theilen, während ich bei Echiniden gleich eine dicentrische Anlage der Zellstrahlung finde.

2. Die Strahlen des Zellkörpers sollen von den Polen direct in den Kern eindringen und so die Spindelfasern bilden [1]). Direct gesehen kann dies wohl nicht sein, da HENNEGUY an mit Essig-Pikrinsäure fixirten Eiern gearbeitet hat, und mir scheint, dass der Befund sich ebenso gut mit meiner und STRASBURGER's jetziger Auffassung vertragen würde, wonach die Fasern nicht hineinwachsen, sondern in einer den Kernraum füllenden Masse auftreten, mag letztere nun achromatische Kernsubstanz, oder aus dem Zellkörper eingedrungen sein.

3. Die Fäden der getrennten Tochterkernfiguren in dem Zustand, wo diese kammförmige Figuren bilden (figures pectiniformes, also entsprechend meiner Tochtersternform, Taf. VII, Fig. 9, Schema Taf. VIII, Fig. III hier), sollen nach HENNEGUY mit ihren polaren Enden untereinander verschmelzen, und weiter die Formen, welche meinen Tochterknäueln entsprechen würden, homogene Massen sein, die sich erst wieder durch Eindringen von Flüssigkeit zu Netzwerken differenziren. — Auf Grund dessen nimmt HENNEGUY (S. 3, Satz 6) die

Aus den Arbeiten, namentlich den letzteren, gewinnt man den Eindruck, dass die specielleren Verhältnisse der Kerntheilung auch hier nicht wesentlich andere zu sein brauchen wie bei Gewebszellen und anderen Eiern.

1) Wie es früher von BOBRETZKY (18 d) bei Nassa und von FOL bei Pterotrachea aufgefasst, von Letzterem aber schon länger wieder aufgegeben ist. Vergl. oben über die Entstehung der achromatischen Figur bei Salamandra (S. 220 ff.).

von mir vertretene regressive Metamorphose der Tochterkerne in Abrede und stellt sich darin auf Seite STRASBURGER's.

Dieser Anschluss verfehlt aber sein Ziel, da STRASBURGER (133a) jetzt das Homogenwerden der Tochterkerne aufgegeben und meinen Satz, dass dieselben zuerst polar-radiäre Form und nachher Knäuelform haben, sachlich anerkannt hat (s. S. 273, Anm. 2).

Ich kann annehmen, dass die von HENNEGUY beschriebenen verschmolzenen und homogengewordenen Tochterkerne nur durch das Reagens zu diesem Zustand conglutinirt waren, wie dies nach Essig-Pikrinsäurebehandlung auch an anderen Objecten und z. B. nach meiner eigenen Erfahrung an Echinideneiern oft vorkommt, und sehe deshalb keinen Grund, am Forellenei wesentliche Abweichungen von meinem Schema anzunehmen. Natürlich bleiben aber nähere Mittheilungen HENNEGUY's abzuwarten.

II.

Indirecte Theilung bei Wirbellosen, insonderheit bei Eizellen.

Abgesehen von letzteren, ist hier noch sehr wenig bekannt. Ich finde über karyokinetische Theilung in fertigen Geweben wirbelloser Thiere nur die Angaben von SCHNEIDER (121, Würmer), BÜTSCHLI (23, S. 38, 49, Arthropoden), BALBIANI (8, Arthropoden) Entdeckung der Körnelung, und MAYZEL (97, Insecten)[1], und habe selbst einige Sternfiguren in Bindesubstanzzellen von jungen Mytilus edulis gesehen. Während sich die Objecte SCHNEIDER's und BALBIANI's allem Anschein nach recht gut den Kernfiguren der Wirbelthiere vergleichen lassen — wenn man hinzunimmt, dass die scheinbar homogenen Tochterkerne BALBIANI's a. a. O. wohl ebenso, wie nach meinen und STRASBURGER's neuesten Befunden (133a), thatsächlich aus engen Windungen bestehen können — weicht in MAYZEL's Angaben das ab, dass bei den Theilungen im Raupenhoden die chromatische Kernfigur (Kernplatte) aus grossen rundlich eckigen oder stäbchenförmigen Körnern bestehen soll, deren Zahl ziemlich beständig 20—24 beträgt, also nicht Fäden, wie anderswo. Aehnliches beschrieb MAYZEL früher auch bei anderen Objecten (Limaxeier, Spermatocyten von Blatta. Ich habe durch seine Güte einige der letzteren Präparate selbst gesehen, die Elemente sind hier so klein, dass ich die Entscheidung, ob Körner ob Fäden, unmöglich finde. Den neuen Angaben gegenüber, nach welchen die Körner bei Raupen gross sind, kam ich

1) Wobei ich die Verantwortung nicht übernehmen kann, dass mir aus der zoologischen Literatur nicht Manches entgangen sein könnte.



aber keine Analogieschlüsse machen und muss es also dahin stehen lassen, ob in diesem Punkte die Kernfiguren von Insecten u. a. Wirbellosen in der That abweichen.

Mayzel hat wie ich bei Amphibien (36) gefunden, dass sich bei Raupen alle Zellen in einer Spermatocyste ganz oder ziemlich gleichzeitig zu theilen pflegen.

Die von E. van Beneden (14) entdeckte und beschriebene Theilung der Dicyemidenkeime ist, in Bezug auf die dabei vorkommenden Erscheinungen der Zellplatte und der Zelltheilung, oben besprochen (S. 251). Für die sonstigen Formverhältnisse der Kerntheilung sind die Beobachtungsverhältnisse hier offenbar nicht günstig: die chromatischen Figuren relativ sehr klein. Wenn die Figuren alle ganz so gedeutet werden müssen, wie es damals, noch vor näherer Kenntniss der sonstigen Karyokinese, durch van Beneden geschah, so wäre hier die auffallende Eigenthümlichkeit, dass die Polarkörperchen (Tf. I Fig. 28, III Fig. 2) ganz besondere Grösse hätten, mehr als die Elemente der chromatischen Figur (letztere offenbar dargestellt in einer Zelle der Fig. 28), und dass eine Scheidung der letzteren in zwei Gruppen nicht beobachtet wurde. Vielleicht könnte man aber die Polarkörper in den verschiedenen Abbildungen dort auch als Tochterkernfiguren interpretiren, deren Détails bei der Kleinheit nicht erkennbar waren.

Eizellen von Wirbellosen. [1])

Die neueren Untersuchungen über die thierische Kerntheilung sind grossentheils an Eiern begonnen worden, und darin liegt ein Grund dafür, dass ein Theil ihrer Erscheinungen, die, welche die chromatische Kernfigur betreffen, anfangs ziemlich im Dunkel geblieben ist. Denn dieser Theil der Kernfigur ist bei Eiern im Allgemeinen von geringer Masse, die Verdunklung durch den grossen und körnerreichen Zellkörper hindert ihr genaues Studium.

So ist es gekommen, dass die ganze Kernfigur hier lange und von sehr guten Beobachtern nicht nach ihrem wahren Bau erkannt worden ist, und ihr Vergleich mit den Kerntheilungsformen der Gewebszellen Schwierigkeiten zu bieten schien, welche jetzt beseitigt scheinen.

Durch die grosse Zahl von Arbeiten, die sich mit der Entdeckung der Eifurchung (beim Frosch) durch Prévost und Dumas

1) Zum geringen Theil bezieht sich das Folgende auch mit auf Wirbelthiereier; da an solchen über die Theilungserscheinungen nur sehr wenig ermittelt sind (abgesehen von Henneguy's neuer Arbeit, 63, s. oben), so sollten sie hier nicht gesondert behandelt werden.



mit derselben bei vielen Thierarten beschäftigt haben, sind bis zum Jahr 1873 hauptsächlich die äusseren, Einschnürungs- und Theilungserscheinungen des Zellkörpers erforscht, und Manches über die der Befruchtung vorhergehenden Reifeveränderungen der Eizelle (Richtungskörperbildung), sowie über die Befruchtungserscheinungen ermittelt worden.

Die letzteren Gegenstände fallen nicht direct unter meine hiesige Aufgabe, es genügt dafür, den jetzigen Stand ihrer allgemeinen Kenntniss hier kurz zu kennzeichnen.

Der ursprüngliche Kern des Eies (Keimbläschen) macht vor der endgültigen Reife und Befruchtung bei den Einen früher, bei den Anderen später eine Metamorphose durch, die sich auffassen lässt als eine vorläufige, unvollkommene indirecte Zelltheilung in zwei sehr ungleiche Portionen, von denen die eine, weit kleinere, als Richtungskörper (globule polaire, Robin, Corpuscule de rebut, Fol) abgestossen wird. Diese Theilung verläuft bei einer Anzahl sicher controlirter Objecte deutlich mit Erscheinungen der Karyokinese im Kern. Dass ein Vorgang dieser Art allgemein dem Ei zukommt, ist noch nicht zu erweisen, nur nach Analogie wahrscheinlich zu finden. In vielen Fällen werden mehrere Richtungskörper gebildet. Der eine Schwesterkern der betreffenden Theilung bleibt als weiblicher Pronucleus (Eikern, O. Hertwig, „Kern der ersten Furchungskugel oder erster Furchungskern" in der älteren Literatur) in der Eizelle und verhält sich nach der Befruchtung und bei der folgenden Theilung wie ein karyokinetisch sich theilender Zellkern.

Diese Kenntnisse sind, unter manchen Umwegen, durch eine grosse Anzahl von Arbeiten vermittelt worden, von denen ich als am meisten in Betracht kommend erwähne diejenigen von Rathke 110 a, Lovén 86 a, F. Müller 98 a, Robin 114 b, Oellacher 100, 101, E. van Beneden (12), Goette 53, Flemming 31, 32, Bütschli 21, 33, H. Fol 39—43, 47, 48, O. Hertwig 64 ff., Whitman 150, 151, E. L. Mark 88, indem ich für die ältere und sonstige Literatur des Gegenstandes noch besonders auf die historische Darstellung bei Mark verweise. Namentlich den citirten Arbeiten von Bütschli, O. Hertwig und Fol verdankt man die Kenntniss, dass es sich bei der Richtungskörperbildung um einen der karyokinetischen Theilung vergleichbaren Process handelt. Ich habe dies neuerdings (38) nur bestätigen können.

Das Verständniss der Befruchtungserscheinungen wurde durch eine noch viel grössere Zahl von Untersuchungen, vorzüglich an Eiern Wirbelloser, gefördert, von deren historischer Aufzählung ich hier absehe; sie sind namentlich in den Arbeiten von van Beneden (12), Bütschli (33), O. Hertwig (64 ff.), H. Fol (48), Selenka (124), Whitman (150) und Mark (88), sowie in der Physiologie der Befruchtung bei Hensen (62, S. 113 ff.) ausführlich verzeichnet und analysirt. Besonders waren es die Forschungen von O. Hertwig und H. Fol (a. a. O.), welche hier endgültig feststellten, dass bei der Befruchtung das Samenelement nicht nur, wie früher vielfach gefunden, in das Ei dringt, sondern dass auch sein Kopftheil (als Spermakern, Hertwig) an den Eikern herantritt und, wie Hertwig zuerst vollgültig gezeigt hat, sich mit diesem ver-

bindet und den ersten Furchungskern bildet. Bei eigenen Arbeiten an Echinideneiern (38) habe ich dies aufs Klarste bestätigt gefunden und ausmachen können, dass der Theil des Samenfadenkopfes, welcher den Spermakern bildet, nach seinen Färbungsreactionen dem Chromatin des Kerns entspricht, welchen der Samenfadenkopf ja bekanntlich repräsentirt. Danach konnte der Satz aufgestellt werden: „Es vereinigen sich im Furchungskern das Chromatin (die Nucleinkörper) eines männlichen und eines weiblichen Kerngebildes“ (38, S. 34).

Von den Phänomenen, die mit der Theilung der Eizelle und ihrer Abkömmlinge zusammenhängen, sind anfangs, wie natürlich, diejenigen besonders berücksichtigt und erforscht worden, die grade hier bei Eiern am auffallendsten hervortreten: die Radienphänomene im Zellkörper und die achromatische Spindel.

Das reiche und werthvolle Material an Beobachtung und Reflexion, das bezüglich dieser Processe in den vorher und jetzt citirten Arbeiten vorliegt, muss hier dem Zweck des Buches gemäss grösstentheils unbesprochen bleiben; ich begnüge mich nur das daraus heranzuziehen, was mir für den Vergleich mit der Theilung anderer Zellenarten am Wesentlichsten erscheint.

Radiäre Structuren in Eiern oder Furchungszellen sind schon früh vielfach gesehen worden: von Derbès (25a, Echinodermen) Krohn 82a, Ascidien) Remak (111a, Furchungszellen des Froscheies), Gegenbaur (82a, Sagitta) Leuckart (85a, S. 90, Nematoden), Kowalewsky (79, Ascidien, sowie später bei Würmern und bei Pyrosoma), Kupffer (84), Ascidien; bezieht sich auf das noch nicht in Theilung stehende Ei). Diese Angaben[1]), verstreut und noch nicht als allgemeine Zelltheilungserscheinungen angesprochen, blieben weniger beachtet, bis die folgenden Untersucher die Radienstructuren von Neuem auffanden und nun mit grösserer Aufmerksamkeit verfolgten: Oellacher a. a. O., Schneider (121 Nematoden), H. Fol bei der Eitheilung von Geryonia (39), Bütschli (20, Nematoden) Flemming (31, Najaden.) Seitdem sind diese Erscheinungen in allen den wichtigen Arbeiten, die die Eitheilung betreffen (Bütschli, Auerbach, O. Hertwig, Fol a. a. O. und weitere) genau berücksichtigt und studirt worden.

Die Radien im Zellkörper[2]), von denen Taf. VII Beispiele giebt, entsprechen ihrer Anordnung und ihrer (freilich noch dunklen) cellular-mechanischen Bedeutung nach offenbar den Polradien, die ich[3]) seitdem bei den Gewebszellen von Amphibien gefunden und oben beschrieben habe (Taf. III u. a. hier.) Aus ihrem Vorkommen bei den letzteren ergiebt sich, dass die Erscheinung nicht eine beson-

1) Genau historisch besprochen und noch durch Einiges vermehrt bei Mark (88, S. 245). Vergl. Whitman (150, S. 230.

2) Asteren, Amphiasteren, Fol.

3) Und schon früher E. van Beneden.

dere Eigenthümlichkeit des Eies und seiner ersten Theilproducte, also der Fortpflanzung, sondern eine allgemeine Formerscheinung der Zelltheilung ist. Dies hat kürzlich MARK (88, p. 523 ff.) richtig gewürdigt; ich möchte es hier hervorheben, weil die Radien neuerdings durch CH. S. MINOT (88) eine Deutung erfahren haben, die mehr im ersteren Sinne ausfällt.[1])

In neuerer Zeit sind von MARK (88) und JIJIMA (s. ebenda p. 535) eigenthümliche spirale Anordnungen der Polradien im Ei von Schnecken und Würmern beschrieben worden, sowie Beobachtungen von curvirten Radien, allerdings als Ausnahmefälle, von mir (Echinodermen, 38, S. 31) und SELENKA (Thysanozoon, 125), wo sie im umgekehrten Sinne gedreht waren, wie in meinem Fall.

Von thierischen oder pflanzlichen Gewebszellen ist meines Wissens kein sicherer Fall bekannt, in welchem, zur Zeit des Kerntheilungsanfangs, ein einziges Radiensystem im Zellkörper mit dem ganzen Kern als Centrum, gefunden wäre.[2]) Hier sieht man erst nach dem Beginn der Kernmetamorphose an den Polen die Strahlung auftreten. Bei Eizellen dagegen ist vielfach angegeben, dass vor dem Beginn von Kerntheilungserscheinungen eine monocentrische Strahlung im Zellkörper vorliege, die sich dann in zwei, zu den Polen centrirte sondere. Die Frage, ob es wirklich so ist, scheint mir von fundamentaler Wichtigkeit.

An den Eiern, die ich selbst speciell und mit Rücksicht auf diesen Punkt geprüft habe, Eiern von Echiniden, sehe ich keine

---

1) MINOT stellt eine „Theorie der Genoblasten" auf, die unter Anderem darauf basirt, „dass die Amphiasteren nur bei der Bildung der Geschlechtsproducte und bei den bald nach der Befruchtung erfolgenden Theilungen sich deutlich erkennen liessen. Während der Entwickelung des Thieres klingen sie allmählich ab, stehen also wahrscheinlich in engster Beziehung zur Fortpflanzung." So interessant dieser Schluss wäre, so wenig gesichert kann ich ihn doch finden. Es ist zu erwägen, dass die Strahlungen in Zellen thierischer Gewebe natürlich entsprechend kleiner sind, wie in grossen Eikörpern, dass sie ferner bei letzteren durch die Dotterkörnerlagerung sehr verdeutlicht werden. Aber wenn man z. B. meine Fig. 38—40, 42—45 auf Taf. III betrachtet, so wird man die Polradiensysteme nach Verhältniss der Zellengrösse nicht gerade viel unbedeutender finden, wie bei Eiern, und etwa gerade so gross oder grösser wie bei männlichen Keimzellen (Fig. S); vergl. die pigmentirten Zellen in Fig. H, S. — Es sind dies Gewebszellen von ziemlich weit erwachsenen freilebenden Larven. Ich erkenne an, dass zunächst festzustellen sein wird, ob bei Gewebszellen von Erwachsenen die Strahlungen wirklich mehr abklingen oder nicht, dies würde wohl die Vorbedingung für eine weitere Discussion über MINOT's Theorie bilden müssen.

2) Mit Ausnahme etwa des von KLEBS (78) mitgetheilten Befundes, eine monocentrische Strahlung in einer Zelle, Epithelregeneration bei der Froschlarve. Hier war jedoch der Kern nicht deutlich, und es konnten auch zwei Strahlungen vorliegen, die einander deckten.



Sicherheit dafür, dass eine genau monocentrische Zellstrahlung nach der Befruchtung zu irgend einer Zeit vorliegt. Vor der Befruchtung ist, wie VAN BENEDEN (I, 8), KUPFFER (III, 84) und ich (38) mittheilten, wirklich eine centrisch-radiäre Anordnung im Ei von Echinodermen und Ascidien vorhanden. Während des Befruchtungsvorgangs wird, wie FOL bei Sagitta[1]) und ich[2]) bei Seeigeln sah, das Centrum der Strahlung, die am Spermakern entsteht[3]), einseitig an diesem liegend von ihm gegen den Eikern angeschoben oder wie man mit FOL ebensogut sagen kann, es zieht den Spermakern nach sich. Dies Centrum wird so zwischen Eikern und Spermakern eingeschlossen (hier Fig. 1 Taf. VII), und während dieser sich mit dem Eikern copulirt (Fig. 2, 3, 4 ebenda), bleibt also die Strahlung an diesem Pol des künftigen Furchungskerns. An dessen entgegengesetztem Pol entsteht eine zweite Strahlung; beide bleiben in der Folge, während die Kernmetamorphose in Erscheinung tritt (Fig. 4—8), anscheinend ununterbrochen bei Bestand, und man kann nicht sagen, dass hier die Strahlungen irgendwann um den Kern zu einer einzigen zusammenfliessen. — Ebenso scheint es aber auch bei den Theilungen der Tochterkerne der weiteren Generationen zu sein, wo kein männlicher Amphiaster mehr in's Spiel kommt; auch hier sieht es stets aus, als ob gleich zwei Radiensysteme je an gegenüberliegenden Polen eines Kerns entstehen.

Von diesen wenigen Objecten kann man freilich nicht auf alle schliessen, aber es besteht, so viel ich sehe, die volle Möglichkeit, dass es überall so sein kann. Es ist zu bedenken, dass, wenn man bei Verhältnissen wie Fig. 5, 6 nur etwas schräg auf die Verbindungslinie der Polcentren sieht oder gar eine Polaransicht hat, die zwei Radiensysteme in eins verfliessen und kaum optisch zu trennen sein können. Und dies natürlich um so mehr an Eiern, die undurchsichtiger sind, als die der Echiniden.

Die Bedeutsamkeit dieses Umstandes in Bezug auf die Kernmetamorphose habe ich schon an anderem Ort[4]) hervorgehoben. Wenn es überhaupt keine rein monocentrische Radienanordnung im Zellkörper giebt, sondern von vornherein eine dicentrische, so fällt damit auch jede Möglichkeit, die radiäre Anordnung der chromatischen Figur, welche sich demnächst im Kern gruppirt (Fig. 7, 8, Taf. VII), direct in mechanische Beziehung mit einer mono-

---

1) **47**, S. 29, Sep.-Abdr.

2) **38**, s. d. eben cit. Figuren.

3) S. HERTWIG's und FOL's Figuren, 64 ff., 47, 48, sowie in **38**, Fig. 1, Taf. I, 9, 10, Taf. II.

4) **38**, S. 35. Ich berichtige den Satzfehler, dass daselbst auf S. 33, Zeile 6 statt „der" „und die" zu lesen ist.

centrischen Strahlung im Zellkörper zu bringen.[1]) Die Sternform der Kernfigur Fig. 7, 8 bildet sich jedenfalls zu einer Zeit, wo die Anordnung im Zellkörper sicher dicentrisch ist, und das eben Gesagte ergiebt, dass letzteres von Anfang an so gewesen sein kann.

Ueber die Entstehung der achromatischen Kernspindel bei Eiern haben wir weniger sichere Daten, als dieselben für thierische und pflanzliche Gewebszellen jetzt schon vorliegen.[2]) Bobretzky (18d) und in früheren Arbeiten auch H. Fol hatten angenommen, dass die Spindelfäden gleichwerthig mit den übrigen Radien der Pole seien, und von diesen hier in den Kern hineindrängen. Strasburger (133a, S. 86) sucht diese Angaben dafür zu verwerthen, dass die Spindelfasern dem Zellprotoplasma entstammen sollen. Die Befunde lassen sich aber ungezwungen auch so deuten, wie es Fol (48, S. 257; vergl. S. 183), unter Aufgeben jener früheren Meinung, bereits gethan hat und wie ich hier die Entstehung der Spindel bei Salamandra gedeutet habe (S. 226 ff.), dass intranucleare geformte Substanz in Strängen gegen die Pole zu angespannt und geordnet wird.[3]) Es ist möglich, dass hier bei den Eiern, ebenso wie es Strasburger für Pflanzenzellen und überhaupt annimmt, nach Untergang der Kernmembran mehr oder weniger Substanz von dieser und auch aus dem angrenzenden Zellkörper in den Kern und in die Spindel mit hineinbezogen wird; denn schätzungsweise ist bei manchen Eiern, gerade auch bei Echiniden, die Masse der Spindel scheinbar grösser als die achromatische Substanz, die man im ruhenden Kern voraussetzen kann. — Uebrigens ist es bei vielen Eiern schon aus den Abbildungen der Autoren augenfällig genug, dass die Spindelfasern vielfältig anders reagiren als die Polradien, gerade wie wir dies bei Gewebszellen (z. B. Fig. 41) gefunden haben.

---

1) Woran ich in einer früheren Arbeit (34) noch hatte denken können.

2) Oben S. 220 ff. und Strasburger, 133a, hier S. 302 ff.

3) Der Befund, den Bobretzky an jener Stelle für eine Identität der Spindelfasern mit Protoplasmastrahlen verwerthet hat, ist vielleicht noch einer anderen Deutung zugänglich. Er fand einige Male in der Mitte der Spindel einen runden Körper, den er als den alten verschwindenden Kern deutete (Fig. 24 a. a. O.); da die Spindelfasern zwischen ihm und den Polen deutlich waren und an seiner Grenze aufhörten, schloss er, dass sie nicht im und aus dem Kern entstanden seien, speciell gegenüber Bütschli, der dies von Anfang vertreten hatte. Beim Vergleich jener Fig. 24 mit 23 und bei Annahme leichter Veränderung durch die Chromsäurehärtung erscheint es aber ganz denkbar, dass der dunkle körnige Contour des angenommenen Kerns vielleicht nichts Anderes gewesen ist, als die chromatische Figur, und das Bild einem leicht gequollenen Stadium, wie im Grossen Fig. 9, Taf. VII hier, entsprach. Zur Zeit von Bobretzky's vorzüglicher Arbeit war über die chromatische Figur noch sehr wenig bekannt und eine solche Deutung deshalb wohl möglich.

Das eben Gesagte trifft zum Theil mit dem Standpunkt zusammen, welchen MARK[1]) in sehr vielseitig durchdachten Erörterungen (88, S. 536 ff.) in Bezug auf die Entstehung der Spindel einnimmt. Er findet es durch seine Objecte (Limax) nahegelegt, dass dieselbe zum Theil aus dem Zellkörper stammen, nimmt aber an (S. 537), dass sich dabei progressiv Kernsubstanz ihnen anschliesse, da er sich sehr wohl überzeugt hat, dass die Fasern der Spindel substantiell nicht identisch mit den Zellradien sind. Er lässt aber auch anderen Fällen ihr Recht, wie sie von BÜTSCHLI, O. HERTWIG, FOL seit lange beschrieben sind, wo eine Herleitung der Spindel aus dem Zellprotoplasma nach Masse und Ort ihrer Anlage nicht erforderlich scheint.

Die chromatische Kernfigur ist bei Eiern lange bekannt, aber nur in ganz wenigen Fällen genauer untersucht. Gerade der Erste, der von der Theilungsmetamorphose des Kerns etwas und zwar gleich sehr viel gesehen hat, SCHNEIDER (121, 1873), gab eine für die damalige Zeit sehr genaue Beschreibung der chromatischen Theilungsfigur, wenn auch nur nach frischen und Essigsäurepräparaten. Er erkannte und zeichnete am furchenden Sommerei von Mesostomum Ehrenbergii die chromatischen Fäden, in der äquatorialen Ansicht eine Platte, in der polaren eine Kranzfigur bildend (Taf. V, Fig. 5 b. c. a. a. O.), Trennungsstadien (d), etwa vom Habitus wie hier Schema Taf. VIII, Fig. 7 f, Tochterfiguren von Stern- bis Knäuelform und entsprechende Stadien auch von Gewebszellen anderer Arten beim gleichen Thier. Auch die Polradien hat SCHNEIDER gesehen, dagegen die Verhältnisse der achromatischen Figur hier noch nicht erkannt.

Es hat sich nun eigenthümlich so gestaltet, dass die nächstfolgenden Forscher, BÜTSCHLI, STRASBURGER, O. HERTWIG, FOL u. A., trotz der Vortrefflichkeit und Ausdehnung ihrer Beobachtungen, an Eiern wie anderen Objecten das Wesen dieser Befunde lange Zeit nicht bestätigt haben, und dass dies erst der Untersuchung von Wirbelthiergewebszellen durch MAYZEL, EBERTH, PEREMESCHKO und mich aufbehalten blieb. Der Grund war einfach, dass gerade bei den von jenen geprüften Objecten die chromatischen Figuren klein und schwer zu erkennen sind. So hat man denn, speciell bei Eiern,

1) Ich würde allerdings nicht wie MARK (S. 537) von einer „Invasion" von Protoplasmafäden reden, weil dadurch doch der Gedanke an ein actives, freies Hineinwachsen der Fäden in den Kern angeregt werden würde, und weil ich, wie schon erwähnt, die Vorstellung sehr schwierig finden muss, dass zarte Protoplasmafäden alle durch einen Punkt, den Pol, neben einander hindurch und dann wieder divergirend in den Kern wachsen sollten. Ich würde deshalb lieber von einem Hineinbezogenwerden solcher Fasern reden.



lange von „Kernplatten" gesprochen, die aus zusammengerichten Körnern oder kurzen Stäbchen bestehen sollten; sie sollten sich theilen durch Halbirung dieser Elemente, die Hälftengruppen polwärts dirigiren, und hier die Elemente wieder zu den Tochterkernen verschmelzen. Vielfach wurden diese Kernplattenelemente sogar nur als Verdickungen der Spindelfasern aufgefasst.

Nachdem ich mir nähere Einsicht in die Theilungen von Wirbelthiergewebszellen und zum Theil von Pflanzenzellen erworben hatte, habe ich dann gerade die Eier, an denen die eben gekennzeichneten Ansichten besonders gewonnen waren, die der Echiniden, genauer untersucht (38) und gefunden, was der Hauptsache nach Taf. VII und Fig. 75 hier zeigt. Es ergiebt sich daraus, dass die chromatischen Figuren hier in allem Wesentlichen die gleichen Formen und den gleichen Formenwechsel zeigen, wie bei Wirbelthiergewebszellen und wie in SCHNEIDER's Beobachtungsfall bei Mesostomum: Zusammensetzung der chromatischen Figur aus F ä d e n, nicht aus Körnern; Knäuelformen derselben (Fig. 6, 11, Taf. VII, 75, vergl. SCHNEIDER Fig. 5 c und e), monocentrische, den Sternformen vergleichbare (Fig. 7, 8) polar-radiäre, also Tochtersternformen (Fig. 9), und darauf folgende mit gewundenen Fäden, Tochterknäuel (Fig. 10). Es waren damit meine früheren Vermuthungen (36, S. 186, 244) über die Kernfiguren von Eiern an diesem Object bestätigt. Das Resultat verdankte ich fast allein geeigneten Färbungsmethoden (besonders SCHNEIDER'schem Essigcarmin) und einer guten Oelimmersionslinse.[1])

Für die vorgängigen Processe, die Copulation des Sperma- und Eikerns, in denen ich in der Hauptsache die Befunde von O. HERTWIG, FOL und SELENKA zu bestätigen hatte, verweise ich auf Fig. 1—5 und ihre Erklärung, für alles Nähere auf 38.

Wesentlich abweichend vom Verhalten bei Wirbelthiergewebszellen erschien in der Figurenreihe nur ein Punkt: die Tochter-

---

1) Diese Untersuchung wurde zum Theil deswegen vorgenommen, weil STRASBURGER noch 1880 (132 a, S. 302 und 338) angenommen hatte, dass die Figuren sich bei thierischen Eiern ganz abweichend verhielten; es sollten, entsprechend FOL's früherer Darstellung, die „Kernplattenelemente" sich in den Tochterfiguren in kleine Bläschen verwandeln und dann mit ihren Nachbarn verschmelzen. Von Knäuelformen und überhaupt von längeren Fäden war in dieser Auffassung keine Rede.

Nunmehr hat STRASBURGER wohl keine Zweifel mehr dagegen, dass es auch hier Fäden von gebogener und Schleifenform bei Mutterkern und Tochterkern giebt, dass auch hier monocentrische Mutterformen und radiär-dicentrische Tochterformen vorkommen, und dass jene Bläschenmetamorphose der Tochterkerne nicht existirt. Wenigstens findet sich in seinen Schlusssätzen, S. 94 ff. (133 a), die ja a l l g e m e i n hingestellt sind, nichts, was auf solche Ausnahmen bei Eizellen hindeutet.

sternformen kurz nach der Trennung, in dem Zustand, wo ihre Fäden nahezu parallel liegen[1]), zeigen sich vielfach bei polarer Ansicht — also im optischen Querschnitt — nicht als Schleifen, sondern als geradlinige Stäbchen (Fig. 9a). Für dies Verhalten lassen sich bisher zwei Erklärungen geben.

Die eine, die ich proponirt habe (38, S. 26—27), ist die, dass die Tochterschleifen sich in der Form Fig. 9 an ihren Winkeln in je zwei Hälften trennen. Dies wird annehmbar dadurch, dass in den folgenden (Tochterknäuelformen, Fig. 10) die Fäden durchschnittlich halb so lang sind, wie in den vorhergehenden (Muttersternformen, Fig 8). Ich habe hier besprochen (S. 237), dass ein solches Verhalten auch bei Amphibien nicht unmöglich wäre. — Eine andere Erklärung hat jetzt STRASBURGER aufgestellt (S. 94, 133a): die Schleifen der Kernplatte hätten sich hier zu geraden, nur mit kurzen Haken versehenen Stäbchen gestreckt, wie es hier etwa das Schema Taf. VIII, Ih, oder VIIg, VIIIh zeigt. Ich würde diese Erklärung gern annehmen, es ist aber dabei nicht berücksichtigt, dass die Fäden in den Mutterformen Fig. 8, Taf. VII doppelt so lang sind wie in Fig. 10. Es müsste zuerst nachgewiesen werden, dass sie sich in ersteren wirklich quer halbiren.

Dieser noch aufzuklärende Punkt involvirt offenbar keinerlei wesentliche Abweichung von der auf S. 194ff. gegebenen Definition der indirecten Theilung, und es lässt sich also sagen, dass dieselbe für Eizellen von Echiniden und von Würmern Geltung hat.

Da nun diese beiden Befunde von SCHNEIDER und mir, nebst den oben erwähnten von HENNEGUY (S. 291 hier) und den alsbald unten angezogenen von SELENKA (125), bis jetzt die einzigen sind, welche eine speciellere Analyse der chromatischen Figur bei Eiern enthalten, so lässt sich freilich nicht behaupten, dass es sich mit ihr überall bei Eiern gleichartig verhält, und ich muss dem Leser das Urtheil überlassen, ob er dies wahrscheinlich findet oder nicht. Es lässt sich aber auch nicht behaupten, dass irgendwo bei Eiern fundamental andere Verhältnisse vorliegen; denn alle die früher von anderen Forschern mitgetheilten Fälle, die solche Differenzen zu enthalten scheinen, sind beobachtet, ehe man die Karyokinese näher kannte, sind grossentheils noch nicht mit den geeigneten Mitteln, anderntheils an wenig günstigen Objecten untersucht, und deshalb wohl noch anderer Deutung fähig, als sie damals erfuhren.[2])

---

1) Fig. 9, Taf. VII vergl. mit Taf. VI k, l, siehe Schema Fig. 3, Taf. VIII wo die Schleifen etwas stärker divergirend gezeichnet sind.

2) Ich rechne hierher einen grossen Theil der schönen Untersuchungen von BÜTSCHLI, FOL, O. HERTWIG a. a. O., R. S. BERGH (17), MAYZEL (94) und Anderer,

Für jetzt würde es deshalb nicht zweckmässig sein, diese Angaben in Vergleich zu ziehen.

III.

Indirecte Theilung bei Pflanzen.

Eine Besprechung der pflanzlichen Zelltheilung darf hier natürlich nicht fehlen, so wenig ausgedehnt auch meine Erfahrungen über sie sind. Ich habe nur einzelne pflanzliche Objecte prüfen können. Die Gewinnung einer vergleichenden Anschauung wird mir aber sehr erleichtert durch die umfassenden Arbeiten STRASBURGER's, denen man fast die ganze bisherige Kenntniss der indirecten Theilung bei Pflanzen verdankt. Und ich kann mich dafür fast allein an die neueste Publication STRASBURGER's (133a) halten, weil darin seine früheren Angaben in Vielem überholt und vervollständigt sind.[1]

Ein vergleichender Ueberblick des ganzen Theilungsprocesses ergiebt sich bei Pflanzenzellen im Ganzen viel schwerer, hauptsächlich aus dem Grunde, weil bei vielen solchen die Kernfiguren und ihre chromatischen Portionen relativ sehr klein, und bei anderen, wo dies nicht der Fall ist, im Vergleich mit Thierzellen die chromatischen Fäden sehr zahlreich sind: beides hindert das Erkennen sowohl der Gestalt als der Formtheile der chromatischen Figur. Dagegen ist im Allgemeinen bei Pflanzenzellen die achromatische Figur (Spindel) relativ grösser und deutlicher, als bei Thierzellen. Dazu kommt noch, dass der äusserliche Habitus der Kernfiguren bei manchen Pflanzenformen weit und auffallend von dem abweicht, was bei Thierzellen die Regel ist.

---

welche alle mir in Bezug auf die chromatische Figur nicht abschliessend erscheinen müssen.

Es gilt dies auch von den neuen Mittheilungen MARK's über Limax (87, 88). Sie enthalten den höchst eigenthümlichen Befund, dass die achromatische Spindel sich hier im Ei neben dem in Metamorphose begriffenen Kern anlege, und aus diesem die chromatischen Elemente (welche MARK als „thickenings" der Spindelfäden bezeichnet) an die letztere erst herangelagert werden (S. 538, 228 a. a. O.). Obgleich 1880 publicirt, sind die betreffenden Beobachtungen doch viel früher gemacht und würden, unter Berücksichtigung der neueren Ergebnisse, sich diesen vielleicht noch besser anpassen lassen.

Sehr interessant erscheint die kürzlich mitgetheilte Beobachtung SELENKA's (125) am reifen Ei von Thysanozoon, wo vor der Ausstossung der Richtungskörper und nicht im Zusammenhang mit ihr, karyokinetische Veränderungen erfolgen mit deutlichen Knäuel- und Sternformen der chromatischen Figur, die aber nicht zur evidenten Scheidung in zwei Tochterhälften führt, sondern wieder zur Ruheform des Kerns zurückgeht, wie denn auch keine Zelltheilung folgt.

1) Vergl. im Folgenden und: Literaturübersicht.

Besonders wohl aus diesen Gründen hat es sich gefügt, dass STRASBURGER bei seinen grundlegenden Arbeiten auf diesem Gebiet anfänglich zu Gesammtauffassungen des Theilungsvorganges gelangt war, welche sich in Manchem mit dem an Thierzellen und Eiern Ermittelten nicht vertrugen, und jetzt Modificationen erlitten haben.[1])

Nach diesen zeigen die Veränderungen des pflanzlichen Kerns bei der Zelltheilung zunächst die folgenden allgemeinen Uebereinstimmungen mit denen, welche ich und Andere von der thierischen Kerntheilung beschrieben haben.[2])

Das Fadengerüst des Kerns, wie ich es nannte, oder der Faden aus Nucleoplasma, wie ihn STRASBURFER nennt, arrangirt sich, wie dort, zu einem gewundenen Knäuel, der in der mit wässerigem Kernsaft gefüllten Kernhöhle liegt. Diese wird, in der Ruhe wie auch noch jetzt, durch eine Kernwandung abgeschlossen, die vollständig mit meiner (achromatischen) Kernmembran (S. 165, 167 ff.) übereinkommt.[3]) Der Kernfaden besteht — wie auch schon das ruhende Kernfadenwerk — entsprechend den Befunden von BALBIANI und PFITZNER bei Thierzellen, aus einem Substrat (von STRASBURGER Nucleo-Hyaloplasma genannt) und eingelagerten Körnchen, welche die färbbare Substanz repräsentiren (von STRASBURGER jetzt Nucleo-Mikrosomen genannt). Die Nucleolen rechnet STRASBURGER einfach der Substanz nach zu diesen Mikrosomen (S. 95). — Die Nucleolen vertheilen sich in den Knäuelfaden, dieser wächst an Dicke, verkürzt sich dabei und bleibt zunächst gewunden: Alles dies letztere so, wie es bei Thierzellen von mir beschrieben ist (34, S. 375 u. a. a. O.), STRASBURGER bezeichnet auch, wie ich es dort vergleichsweise schon that, die Verkürzung und Verdickung des Fadens als eine Contraction. Er setzt hinzu, dass jetzt der Faden aus abwechselnden Scheiben aus Mikrosomensubstanz und Hyaloplasma bestehe. Der Faden segmentirt sich darauf, wie bei Thierzellen gefunden wurde (36, S. 198), doch ist hier die Verschiedenheit, dass dies bei den einen pflanzlichen Objecten jetzt gleich und in gleiche Stücke, bei den anderen erst auf späteren Stadien erfolgt (a. a. O. S. 96).[4]) Fälle wie die letzteren würden sich, wie mir scheint, mit den Verhältnissen bei

1) Vergl. hierfür unten in der Literaturbesprechung. Hier beziehe ich mich auf die Angaben, wie sie in dieser Modification vorliegen (138 a).

2) Vergl. STRASBURGER a. a. O., S. 94 ff.

3) STRASBURGER rechnet diese Membran mit Bestimmtheit zur Zellsubstanz. Ich habe offen gelassen, ob man dies thun oder sie zum Kern rechnen will, da chemische Kenntnisse über sie noch fehlen, und habe sie ausdrücklich nur in topographischem Sinne als Kernmembran bezeichnet (S. 170).

4) Bei Amphibienzellen, wie man oben sieht, zieht sich der Segmentirungsprocess auf längere Zeit hin.

den Hodenzellen von Salamandra vergleichen lassen, wo ja die Segmentirung sich auch später abschliesst.

Hier ist die Abweichung einzuschalten, dass STRASBURGER für Pflanzenzellen eine nochmalige Segmentation der so entstandenen Fadenstücke zu bestimmter Zeit annimmt, worüber gleich mehr. Sein Versuch, dieselbe auch für Thierzellen anzunehmen, liess sich, wie wir sahen (S. 276), nicht durchführbar finden.[1])

Die Segmente, die auf diesem Wege entstanden sind, und die STRASBURGER fortfährt, mit seiner früheren Bezeichnung „Kernplattenelemente" zu nennen (s. u.), beschreibt er theils als J-förmig oder U-förmig gestaltet — und solche sind ohne Weiteres identisch mit den chromatischen Schleifen meiner Beschreibung —; theils können sie, wie er sagt, sehr kurz sein und das Aussehen von Körnern haben. Aus letzterem vorsichtigen Ausdruck geht vielleicht hervor, dass STRASAURGER, wie ich (36, 38, S. 68), an die Möglichkeit denkt, die scheinbaren Körner an Objecten mit sehr kleinen Kernfiguren könnten doch auch stets Fäden sein.

Die Bildung der Spindelfasern (achromatische Figur) nimmt STRASBURGER, wie schon in 132a, für alle pflanzlichen Theilungen an, eine Aunahme der ich mich für Thierzellen nur anschliessen kann, so vielfach auch hier ihr Nachweis noch aussteht.[2]) — Polkörperchen der Spindel findet er auch bei Pflanzen, wenn schon undeutlicher als bei Thieren. Die Polarstrahlungen in der Zellsubstanz sind bei ersteren jedenfalls, wenn allgemein anzunehmen, viel undeutlicher als bei Thieren. Doch hatte ich schon von Lilium croceum ein Object gezeichnet (38, Fig. 2g, Taf. III), an dem eine, wenn auch verwaschene Polstrahlung zu sehen war. STRASBURGER zeichnet jetzt einen entsprechenden Fall, noch schärfer und deutlicher, von Hyacinthus (Fig. 143).

Seine frühere Anschauung (132a, nach welcher in dem Stadium der „Kernplatte", (d. S. die Stadien, die im Wesentlichen meinen Sternformen correspondiren) ein irregulärer Zusammenhang der „Kernplattenelemente" im Aequator, Zusammenhänge derselben untereinander stattfinden sollten, welche nachher getrennt würden — eine Ansicht, die ich speciell durch Vorführung pflanzlicher Objecte bestritten hatte (38) — hat STRASBURGER nun wohl endgültig aufgegeben. Er nimmt als Elemente der „Kernplatte" jetzt, wie wir Zootomen, gleichdicke und etwa gleichlange Fäden von Schleifen-

1) Uebrigens bemerkt STRASBURGER selbst, dass nicht alle Segmentirungen völlig gleichzeitig zu erfolgen brauchen (S. 70). Doch hält er bei Pflanzen zwei Hauptabsätze fest, während ich aus Gründen, die S. 276 ff. angegeben sind, für Amphibienzellen dieselben nicht constatiren kann.

2) Vergl. S. 222 hier.

form an und erkennt an, dass diese nicht seitlich oder äquatorial mit einander verschmolzen sind, vielmehr das Bild solcher Verschmelzung nur optisch durch enge Zusammenlagerung im Aequator vorgetäuscht wird. (S. 34 a. a. O.)

Er macht mit Recht darauf aufmerksam, dass in diesem Stadium und in der Folge nicht überall die Schleifen blos um die Spindel her, sondern auch zum Theil innerhalb derselben, zwischen ihren Fäden, situirt sein können. Diesem widerspreche ich auch nicht, finde es vielmehr bei pflanzlichen Objecten und theilweise auch bei Thierzellen ebenso; bei diesen ist aber der erstere Fall, in den eigentlichen Radiärformen, durchaus der gewöhnliche, und wurde deshalb von mir hauptsächlich berücksichtigt, wie sich denn auch STRASBURGER bei Salamandra überzeugt hat, dass in den Stern- und Kranzformen bei Polaransicht meistens ein grösseres freies Mittelfeld gefunden wird (Fig. 40 hier). — Auch in Fällen centraler Lage von Schleifen können diese natürlich den inneren Spindelfäden angelagert sein.

Auch STRASBURGER nimmt an, dass beim Auseinanderweichen der Kernplatte (Form meiner Aequatorialplatte) die einzelnen Schleifen sich an einem Spindelfaden entlang verschieben (vergl. 38, S. 51) allerdings jedoch, wie gleich erwähnt wird, in etwas anderer Weise als ich es für die Thierzellen beschrieben hatte. Die Fäden in diesen Formen betrachtet auch er als Schleifen, mit polaren Umbiegungen, nur nicht mit stets gleichlangen Schenkeln (woraus ich übrigens auch kein Princip habe machen wollen).

Die Rückbildungsformen der Tochterkernfiguren fasst STRASBURGER für Pflanzen jetzt im Wesentlichen auf, wie ich für Thiere und einige von mir untersuchte Pflanzen gethan habe (S. 235 ff., Tochtersternformen und -Knäuelformen); er vermeidet zwar für gewöhnlich diese Namen, beschreibt aber die Figuren im Ganzen so, wie ich, und nimmt gleichermaassen an, dass die Knäuelformen[1]) entstehen, indem die Fäden der radiären Formen, nachdem sie Biegungen erhalten haben, mit ihren Enden verschmelzen. Auch über die Rückbildung dieser Formen zum Fadenwerk des ruhenden Kerns besteht kein Widerspruch mehr. Das früher von ihm vertretene Homogenwerden der Tochterkernfiguren in Stadien, die den Knäueln

---

1) Ich bemerke hierzu noch, dass ich den Namen Knäuel nicht an eine besondere Stärke oder Dichtigkeit von Schlängelungen hefte, sondern darunter stets „ein Gewinde von Fäden oder von einem Faden" verstehe, und z. B. Formen, wie STRASBURGER's **146**, **120**, **74** stets unter die „Knäuel" gerechnet habe, und dass ich, für die Correspondenz von Mutter- und Tochterphasen, durchaus nicht verlange, dass Windungsreichthum und Windungslage in beiden nun gerade ganz gleich sein müssten.

entsprechen, hält STRASBURGER, so viel ich entnehme, jetzt nicht mehr aufrecht. —

Soweit die Uebereinstimmungen. Zunächst ist ein neu von STRASBURGER gefundenes Verhältniss einzuschalten, das dem bisher von Thierzellen Bekannten zwar nicht entspricht, aber doch auch nicht widerspricht. Dieser Punkt betrifft die Umordnung der Schleifen aus der monocentrischen Form zu den auseinanderweichenden Tochterfiguren. [1]

Dass bei diesem Process des Auseinanderweichens die einzelnen endgültigen Segmente oder Fadenschleifen, aus welchen die Tochterfiguren zusammengesetzt sein werden (Fig. 44 hier), bereits vorgängig von einander isolirt sind, dass also hierbei nicht mehr irgend eine Continuitätstrennung der Fäden im Aequator im Spiel ist, dies wird, soviel ich finde [2], in STRASBURGER's neuer Abhandlung anerkannt. [3]

Die Art und Weise der Schleifenumordnung aber hat STRASBURGER in verschiedener Hinsicht eigenthümlich gefunden. Unter Verweis auf seine zahlreichen Figuren [4] gestatte ich mir hier, einige einfache Schemata (Taf. VIII, Fig. 7, 8) für diese complicirten Verhältnisse zu geben.

Die chromatische Figur („Kernplatte") besteht also vor ihrer Sonderung in 2 Tochterhälften auch hier aus Fadenschleifen (Kernplattenelemente), die nach STRASBURGER zu je einem Paar zusammengehören (nicht mehr zusammenhängen), welches Paar vorher durch Theilung eines Fadenstückes entstanden war; jeder Paarling ist für einen Tochterkern bestimmt. (Vergl. alsbald unten.)

Bei den Pollenmutterzellen von Fritillaria stehen diese Elemente so, wie es Fig. VIIf, Taf. VIII zeigt, sich mit den etwas gebogenen äquatorialen Enden berührend: das polare Ende biegt sich dann hakenförmig um, die äquatorialen Enden entfernen sich von einander (Fig. VIIg) und die Umbiegungsschleife rückt mehr in die

---

1) Correspondirend z. B. Fig. 42 — 44 hier; also dem Uebergang aus der Muttersternform durch die Metakinese (Aequatorialplatte) zu den Tochterfiguren.

2) Die bezüglichen Beschreibungen auf STRASBURGER's S. 33—37 kann ich wenigstens nur so auffassen, dass in Formen, welche meinen Aequatorialplatten und den vorherigen späteren Muttersternformen in der Reihe entsprechen (STRASBURGER's Fig. 82—84, 103—105, 112—114 u. a.), kein Faden mehr beim Auseinanderweichen getrennt werden soll; da die beiden Segmentirungen, die er annimmt, dann ja schon abgelaufen sind. Vergl. hierfür sofort weiter die Verhältnisse bei den Pollenmutterzellen, STRASBURGER, Taf. I.

3) In Nr. 132a dagegen wurde es mir gegenüber bestritten, wie aus S. 331 bis 333 dort zu ersehen ist.

4) Speciell: Fig. 27—30, 82—92, 129—134, 112—116; Text besonders a. a. O. S. 13 ff., S. 32—36, sowie S. 97.

Mitte der Fäden (h). So sind die Formen entstanden, die ich Tochtersterne nenne.

Bei den Endospermtheilungen von Fritillaria und anderen Liliaceen ist der Umbiegungsprocess complicirter. Auch hier sind die endgültigen Segmente (Fig. VIII d) Schleifen mit ungleich langen Schenkeln: der eine, kürzere, liegt äquatorial, der andere ist polwärts gerichtet, eine Form, die ich der Sternform bei Thieren vergleichen würde [1]). (Wenn man sich in solchen Figuren die Schenkel etwas in Biegungen gelegt, und die äquatorialen Schenkel etwas durcheinander geschoben denkt, wie hier auf Taf. VIII Fig. VIII f schematisirt ist, so wird ein Effect herauskommen, wie ihn meine Fig. 62 zeigt; solche Formen finde ich mehrfach in den Präparaten.) — Hier nun geschieht die Umbiegung („Andersbiegung") der Fäden nach STRASBURGER in der Weise, dass jede Schleife eine etwa S-förmige Biegung annimmt, doch mit gestreckten Endschenkeln des S (Fig. VIII e Taf. VIII). Mit dem einen, äquatorialen Ende stellt sich jeder solche Schenkel gegen sein Vis-à-vis, s. ebenda. (Auch solche Figuren können es wohl sein, die den Effect von Bildern wie meine Fig. 62 geben). [2]) Darauf zieht sich der Umbiegungswinkel gegen das polare Ende (Fig. VIII g), dies wird weiter hakenförmig umgebogen (h); man hat nun in den sich trennenden Tochterfiguren Schleifen mit polwärts gerichteter Umbiegung, mit einem kürzeren Schenkel; endlich rückt die Umbiegungstelle wieder mehr nach der Mitte (i) und man hat Tochterfiguren vom Habitus meiner Fig. 65 Taf. IV b. Dem ersten Auseinanderrücken der Schleifen entspricht meine Fig. 64. — Die weiteren Verhältnisse der Tochterfiguren werden durch Fig. 66—68 illustrirt und stimmen, wie man sieht, mit denen bei Thierzellen. — Etwas abweichend, doch im Ganzen correspondirend sind nach STRASBURGER die Vorgänge bei Galanthus nivalis und einigen anderen Pflanzen.

Das Umordnungsstadium bietet also bei Pflanzen, wenigstens bei vielen, offenbar etwas ungleiche und von denen bei Thierzellen

---

1) Allerdings dann ein kreuzförmiger Stern; die Winkel stehen aber doch dem Centrum der Zelle zugewandt. Diese Form, die sich an meinen Präparaten von Lilium croceum, an recht regelmässig geformten Exemplaren, ausnimmt wie Fig. 61 hier, habe ich schon früher gezeichnet (38, Taf. III, Fig. 2 a) und dort auf Taf. IV, Fig. B 1. 2. schematisirt; in letzterem Schema habe ich aber die Länge der Schenkel als etwa gleich angenommen, wie es bei Thierzellen ist, während STRASBURGER jetzt zeigt, dass sie ungleich ist.

2) Ob nun dies zutrifft, oder, wie kurz vorher bemerkt, hierbei vielmehr die Lagerung von Fig. 8 e zu Grunde liegt, oder ob beides der Fall ist, kann ich nach den mir vorliegenden Präparaten nicht entscheiden und lasse es offen. Die Formen der Fig. 62 hier kommen jedenfalls bei Lilium croceum vor, und ihnen entspricht auch wohl offenbar STRASBURGER's Fig. 114 in 133 a.

abweichende Verhältnisse, doch sind diese, soweit bis jetzt erwähnt, nicht fundamental. Ich erwähnte schon, dass die Metakinese auch bei Salamandra sich gern so verhalten mag, wie STRASBURGER annimmt und hier in Fig. 1 h, i, Taf. VIII schematisch gezeigt ist: dass auch hier ein Wechsel der Umbiegungsstelle an jedem Faden stattfindet. Damit wird ja an meinem Princip nichts geändert, dass die Winkel vorher central, nachher polar gekehrt stehen. Bei Amphibienzellen sind ohne allen Zweifel die Schenkel der Tochtersternschleifen schon bald nach der Scheidung der Figur gleich, oder doch nahezu gleich lang (Fig. 43—44).

Im Anschluss an meinen Befund (38, S. 51), wonach man oft in der Sternform die Schleifenwinkel in Berührung mit achromatischen Fäden findet, und meine darauf basirte Vermuthung, dass sich die Schleifen an jenen Fäden entlang polwärts verschieben, nimmt STRASBURGER an (S. 73), dass die Bewegung der Schleifen durch die Spindelfäden geleitet werde; er ist aber der Meinung, dass die Biegungsbewegung der Fäden selbst eine „active" sei. Die Möglichkeit einer Eigenbewegung der Schleifenfäden hierbei ist vollkommen zuzugeben und von mir früher schon erörtert (36, S. 230—232), einstweilen ist sie aber wohl nicht controlirbar.

In den Formen, die STRASBURGER „fertige Kernplatte" nennt (Schema Taf. VIII, Fig. VIII d hier), ist, wie gesagt, an jedem Faden ein kürzerer, etwa äquatorial stehender und ein längerer, polar stehender Schenkel zu unterscheiden. Ebenso bei den Pollenmutterzellen (Schema Fig. VII f.). STRASBURGER tendirt dahin, hieraus ein allgemeines Princip zu machen, und auch bei Thierzellen an jeder Schleife einen äquatorialen und einen polaren Schenkel zu unterscheiden. Hiergegen ist nichts einzuwenden, da in Sternformen, wie hier Fig. I e, g, Taf. VIII, ganz natürlich der eine Schenkel jeder Schleife mehr äquatorial, der andere mehr polar gerichtet sein wird. Nur muss für die Thierzellen festgehalten werden, dass die ersteren Schenkel hier nicht genau äquatorial, ebensowenig die letzteren genau polar stehen, denn man findet hier nicht solche kreuzförmige Sterne, wie bei Pflanzen, sondern solche, deren Strahlen sich nach allen Richtungen kehren. Ferner sind die Strahlen bei Amphibienzellen, wie gesagt, stets ziemlich gleich lang.

Ich komme nun zu den Verhältnissen, die bei Pflanzenzellen nach STRASBURGER's jetziger Darstellung von denen der Amphibienzelle abweichend genannt werden müssen, oder doch nicht ohne Weiteres mit ihnen vereinbar sind.

1. Nach STRASBURGER verläuft die Segmentirung des Fadenknäuels bei den von ihm geprüften Pflanzen in zwei zeitlich gesonderten Abschnitten. Der erste entspricht dem Beginn der Segmen-

tirung, wie er oben von Thierzellen beschrieben wurde, in den Knäuelformen, welche noch die Totalgestalt des ruhenden Kerns haben (Fig. 32—36 Taf. IIIb, Fig. Ia, b Taf. VIII). Der zweite tritt später ein und zerlegt die zuerst getrennten Fadenstücke nochmals, in ihrer Mitte, in je zwei Fäden, von denen je einer für je einen Tochterkern bestimmt sein soll.

Bei den Pollenmutterzellen von Fritillaria persica u. a. geschieht dies nach STRASBURGER so, wie es hier auf Taf. VIII, Fig. VII schematisch dargestellt ist: jede der primären Schleifen klappt mit ihren Schenkeln zusammen, Fig. VIIa, b, so dass diese noch meist mit den freien Enden etwas auseinander klaffen und zusammen etwa die Form eines Y bilden. Bei der zweiten Segmentation spaltet sich der Fuss des Y, also der primäre Schleifenwinkel, seiner Länge nach (Fig. VIIc, d, f, vergl. Erkl.), und es sind damit die definitiven Fäden für die Tochterfiguren gebildet.

Im Endosperm von Fritillaria imperialis u. a. ist der Vorgang nach STRASBURGER's Schilderung etwas anders. Die noch nicht segmentirten Knäuel haben hier polar-gestreckte Formen, die ich auf Taf. VIII in Fig. VIIIa, als nur auf wenige Windungen reducirt, schematisire: bei der ersten Segmentation öffnen sich hier die polaren Schleifen (b, oben unten); bei der später folgenden zweiten auch die äquatorialen (c, in der Mitte), womit wieder die definitiven Tochtersegmente gebildet sind (im Schema nur zwei Paare angegeben).

Solche Formen vergleicht STRASBURGER den Kranzformen bei Salamandra, und sucht auch hier auf den Zeitabschnitt dieser Phase eine zweite Segmentation zu legen. Es ist oben (S. 276) besprochen, weswegen sich das letztere nicht durchführen lässt.

Die Segmentationen der Fäden werden nach STRASBURGER's Beschreibung durch „Einfaltungen“ an den betreffenden Stellen eingeleitet, wo der Durchbruch erfolgen wird.

Das Wesentlichste und Wichtigste an dieser zweiten Segmentation würde nun offenbar sein, dass durch sie jedes primäre Segment in zwei Tochterhälften, d. h. für je einen Schwesterkern bestimmte Stücke, zerlegt wird, und dass diese Zerlegung in der Aequatorialebene erfolgt. Hiermit würde die frühere Ansicht STRASBURGER's, dass „die Theilung der Kernplatte im Aequator erfolge“ (132a, S. 331) in der Hauptsache gewahrt zu sein scheinen.

Aber aus anderen Aeusserungen STRASBURGER's, die ich hier citire [1]), geht hervor, dass es hiermit doch nicht so streng zu nehmen

1) S. 70: „Nicht alle entsprechenden Segmentationen im Fadenknäuel brauchen völlig gleichzeitig zu erfolgen; manche gehen voran, andere bleiben ein wenig zurück.

Die äquatorialen Einfaltungen der Fäden werden, falls die Windungen sich

ist. Zunächst der erste, hier unten citirte Satz nähert sich einigermaassen dem, was ich und Andere bei Amphibien festgestellt haben: dass die Segmentation in Knäuelformen wie Fig. 32 hier beginnt, aber sich an vielen Fädenstellen bis in Kranzsternformen wie Fig. 37, 38, oder Taf. VI, 1 b, c fortziehen kann.[1])

Aus dem zweiten, unten citirten Satz aber geht ja direct hervor, dass die für die Segmentation bestimmten Stellen bei ihrer ersten Abmarkung nicht im Aequator gelegen sind oder sein brauchen, sie werden dann erst nachträglich „zurechtgerückt". Dann scheint aber doch der Aequator auf das Zustandekommen dieser zweiten Segmentation keinen strict bestimmenden Einfluss zu haben, und der Satz, dass die Continuitätstrennung der Segmente in ihm vollzogen werde, — ein Satz, den STRASBURGER behauptete[2]) und den ich bestritten[3]) hatte — wird demnach aufzugeben sein, oder trifft doch mindestens nicht für alle Objecte, auch nicht für alle pflanzlichen zu.[4])

Dass nach der definitiven Absegmentirung der Fadenstücke und nach der Umordnung in der Metakinese die Schleifen jeder Tochterfigur einander gegenüber, mit ihren freien Enden ziemlich genau im Aequator rangirt werden[5]), bevor sie weiter auseinanderweichen, ist lange bekannt und bewährt, ich bemerke nur zur Ausschliessung von Missverständnissen, dass dieser Zustand nicht etwa mehr mit demjenigen verglichen werden kann, was STRASBURGER „die Verdoppelung der Kernplattenelemente" nennt: diese liegt vor dem Umordnungsstadium[6]) und erfolgt durch Trennungen, welche wie die citirte Stelle ja zeigt, bei Pflanzen ebenso wenig wie bei Thieren in ihrer Anlage an die Aequatorialebene gebunden sind.

Die zweite, wesentliche Differenz liegt darin, dass STRAS-

---

zuvor völlig gerade streckten, wieder gebildet. In sehr vielen Fällen kommt es überhaupt nicht erst zu völliger Geradestreckung an dieser Stelle, so dass die äquatorialen Falten schon während der Umlagerung der Windungen zurückbleiben. *In allen Fällen sind diese Falten zunächst nicht regelmässig in der Aequatorialebene gelegen und werden dann erst zurecht gerückt.*"

(Die Hervorhebung des letzten Passus, auf den es wesentlich ankommt, habe ich mir erlaubt.)

1) Vergl. Schema, Fig. 1 a und d: letztere eine Sternform, bei der links noch eine Segmentation zu geschehen bleibt.

2) **182 a**, S. 331 und a. a. O.

3) **38**, S. 65—67.

4) Hiermit dürfte die Anmerkung 5) auf S. 194 oben jetzt gegenstandslos sein.

5) z. B. Fig. 1 K, Taf. VI hier; Fig. 14, Taf. XVII, 8, Taf. XVIII in **34**; Fig. i, Taf. I in **35**.

6) Fig. 42, 43, Taf. IIIb.

BURGER eine Längsspaltung (d. h. wirkliche Längstrennung) der Fadensegmente bei Pflanzen nicht anerkennt.[1])

Angesichts der weit grösseren Erfahrung STRASBURGER's über pflanzliche Zelltheilung würde es mir nicht anstehen, dem direct entgegenzutreten. Ich kann aber doch nicht unterlassen, hier Einiges zu erwähnen, was mich dieser seiner Ansicht gegenüber noch zweifelhaft macht und was dem Gedanken, die Längsspaltung könnte doch auch bei Pflanzen typisch vorkommen, doch einige Basis giebt.

Schon früher sind von mir pflanzliche Kernfiguren mit Doppelfäden gesehen und beschrieben.[2]) Es waren damals nicht viele; jetzt, mit Hülfe der Oellinsen, habe ich solche bei nur gelentlichen Prüfungen (bei Nothoscordon fragrans und Lilium tigrinum) öfter gefunden (bis jetzt etwa 2—3 Dutzend). Die citirte Fig. 21 a. a. O. von Nothoscordon — eine Muttersternform nach meinem, Kernplatte nach STRASBURGER's Ausdruck — zeigte mir damals mit HARTNACK 9 nur an einzelnen Fäden deutliche Längsspaltung; ich habe sie aufbewahrt und jetzt, mit ZEISS 1/18, sehe ich deutlich *alle Fäden durch die ganze Kernfigur hindurch aus je zwei Parallelfäden combinirt.*[3]) Fig. 70, Taf. IVb hier zeigt eine andere, ebenfalls längsspaltige Figur von Lilium tigrinum. Es sind dies Alkohol-Alauncarminpräparate, und der Doppelbau der Fäden ist daran bei Weitem nicht so zierlich und scharf, wie bei Chromsäure- u. a. Präparaten von Salamandra, die Parallelfäden plumper, in Fig. 70 wie durch eine schwächer mitgefärbte Masse verbunden.[4]) Letzteres, und ebenso die Plumpheit der Fäden, findet man nun aber auch massenhaft bei Sternfiguren von Salamandra, deren Fäden etwas Quellung erlitten haben und wo diese stärker ist, sind dort die Parallelfäden sogar ganz wieder conglutinirt.[5]) Man kann also doch daran denken, dass die Spaltung auch bei Pflanzenzellen regelmässig vorkommen mag, und nur hier leichter, als bei den Amphibienzellen, durch Quellung vermöge der Reagentien verwischt wird, wie wir dasselbe bei den Hodenzellen von Salamandra gesehen haben. Chromsäure, die bei den sonstigen Gewebszellen von Salamandra die Doppelfäden mit am besten erhält, ist bei den Hodenzellen in dieser Hinsicht nicht günstig, und so muss es auch wohl bei Pflanzen sein, vorausgesetzt, dass

---

1) Ebenso bestreitet er sie bei Thierzellen; wo sie aber ganz sicher steht. Die betreffenden Belege s. oben S. 215, 234, 274.

2) **36**, S. 182; eine gezeichnet dort Taf. II, Fig. 21; reproducirt in SACHS, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie S. 123, Fig. 4.

3) Ich habe damals (a. a. O., S. 182) schon vermuthet, dass es so wäre, konnte es aber mit meinen damaligen Mitteln nicht sicher stellen.

4) Diese ist in der Fig. 70 nicht mit schattirt.

5) Vergl. hierfür oben S. 215 und 220.

die Längsspaltung hier durchweg existirt; denn an pflanzlichen Chromsäureobjecten habe ich noch nie etwas davon gesehen, und auch in STRASBURGER's vielen Zeichnungen findet sich kein deutlicher Fall der Art dargestellt.

STRASBURGER wird hierauf wohl sagen, dass es mit jenen spaltfädigen Figuren nichts Besonderes auf sich habe, dass es sich dabei um jene, wie er meint, inconstante Anordnung einer „doppelten Mikrosomenreihe" in den Fäden handele, die nach seinem Dafürhalten nicht zur wirklichen Längstrennung der letzteren führen soll (133a, S. 81).

Aber es kommt noch etwas Anderes in Betracht. In den pflanzlichen Kernfiguren, die ich der Muttersternform vergleiche und die STSASBURGER „fertige Kernplatte" nennt (z. B. hier Fig. 61, Taf. IVb von Lilium croceum, Endosperm) sind an meinen Präparaten die Fäden durchweg doppelt so dick, als in den eben auseinandergewichenen Tochterfiguren des gleichen Objects (Fig. 65), und sie sind schätzungsweise [1]) an Figuren wie 61 nur halb so zahlreich, wie die Summe der Fäden in beiden Tochterfiguren Fig. 65. — Eine Verdoppelung der Fädenzahl durch Quertrennung, (also STRASBURGER's zweite Segmentation) kommt aber für diese Stadien keineswegs mehr in Frage [2]), denn Fig. 61 entspricht doch ohne Zweifel der Fig. 113 STRASBURGER's, ebenfalls von Lilium croceum [3]), in dieser ist aber nach seiner Beschreibung ja die zweite Segmentirung bereits abgelaufen, und es müsste die Zahl der Segmente von nun an bis in die Tochtersternfiguren die gleiche bleiben. Warum werden sie nun aber so auffallend zahlreicher (Fig. 61 u. 65), und warum werden sie so viel dünner? Hierfür finde ich bei STRASBURGER keinen Aufschluss, und doch zeichnet er, durchaus richtig, in Fig. 87, 116, 130, 208—210 a. a. O., die Fäden der schon getrennten Tochterfiguren sehr merklich feiner, als die der noch ungetrennten Mutterfigur, und auch um ein Ziemliches zahlreicher. [4])

Diese Räthsel würden sich aufklären, wenn man auch hier eine Längsspaltung annähme, die in der Kernplatte STRASBURGER's, also entsprechend meinen Kranz- und Sternformen, perfect würde. Ich habe schon gesagt, dass mit Chromsäure für ihre Ermittelung hier

1) Bei der grossen Zahl der Fäden in diesen Figuren ist an Zählen freilich nicht zu denken.

2) Vergl. 133a, S. 81—82.

3) Sowie Fig. 83, 111, 112.

4) Letzteres ist allerdings hier von weniger Belang, weil STRASBURGER, um die Figuren deutlicher zu machen, nur eine beschränkte Anzahl von Fäden gezeichnet hat. Auch ich habe Einiges weggelassen, aber in 65 etwa ebenso viel wie in 61.



bei Pflanzen nichts zu machen scheint, meine abgebildeten Präparate (von SOLTWEDEL fixirt) sind mit solcher gefertigt, und Figuren wie 61, von schönster Erhaltung und fast regelmässiger Dicke aller Fäden, zeigen keine Spur von Doppelfäden. Es werden hier andere Reagentien zu prüfen sein.

Ich verkenne aber nicht, dass der Annahme einer Längsspaltung auch bei Pflanzen e i n e s der neuen Objecte STRASBURGER's bis jetzt entgegensteht, dies sind die Pollenmutterzellen von Fritillaria und anderen. Hier wird das höchst eigenthümliche Verhalten beschrieben, dass zuerst wie gewöhnlich aus dem Knäuel Fadenschleifen absegmentirt werden (Fig. VIIa, Taf. VIII), dann aber beide Schenkel einer solchen d e r L ä n g e n a c h z u s a m m e n k l a p p e n u n d m i t e i n a n d e r v e r k l e b e n (b), darauf dieser Doppelfaden an der früheren Winkelstelle getrennt und wieder in seine alten Schenkel gespalten werden soll (d, f), welche nunmehr j e e i n T o c h t e r s e g m e n t darstellen und sich weiter polarwärts auseinander begeben (f, g).

Da ich diese Objecte nicht kenne und STRASBURGER's Beschreibung ganz positiv lautet, so darf ich an letzterer nicht deuteln; ich beschränke mich darauf, lediglich angesichts seiner Figuren auf Taf. I a. a. O. das Folgende zu äussern: an allen gut fixirten Objecten von Kerntheilungen verschiedenster Gewebe bin ich gewohnt, die chromatischen Elemente in Gestalt von schönen regelmässigen Fäden, von cylindrischer Form und gleicher Dicke, zu finden. Die betreffenden Figuren STRASBURGER's auf Taf. I zeigen aber in den Stadien, auf die es hier ankommt [1]), die allerunregelmässigsten, höckerigen, knolligen Formen der chromatischen Elemente. Ich finde bei STRASBURGER nicht angegeben, ob diese merkwürdigen Formen und ihr Wechsel auch an den ü b e r l e b e n d e n Zellen verificirt wurden, was vielleicht an Schnitten durch solche Antherenanlagen überhaupt nicht thunlich sei mag. Wenn ich aber solche Formen in fixirten Präparaten finde, denke ich zunächst an künstliche oder postmortale Veränderungen und Verquellungen. An Spermakeimzellen von Salamandra, die mit Säuren fixirt sind, finde ich v i e l f a c h sehr ähnliche Bilder, wie sie Taf. I, Fig. 16—18, 20, 21, 23 bei STRASBURGER zeigen; hier ist nicht der mindeste Zweifel, dass das Quellungsveränderungen sind, denn bei einer g u t e n Fixirung zeigen sich statt solcher Formen diejenigen von Fig. 74a oder Fig. S hier. — Die chromatischen Fäden dieser thierischen Spermakeimzellen sind eben gegen Reagentien empfindlicher als bei anderen Gewebszellen [2]); es könnte das doch vielleicht auch mit den männlichen Keimzellen von Pflanzen der Fall sein.

---

1) Fig. 9—26 a. a. O. 2) Vergl. S. 261, 34.

Hiernach halte ich den Gedanken für gestattet[1]), dass die von STRASBURGER beschriebenen eigenartigen Vorgänge bei den Pollenmutterzellen doch noch anderer Deutung fähig sein mögen, als er sie giebt, nämlich, dass sie mit der Längsspaltung der Fäden in Beziehung zu bringen sein könnten, welche bei Thieren, wie gesagt, ausser Zweifel ist.

Ganz abgesehen aber davon, ob dies, oder ob eine Halbirung der primären Schleife im Sinne STRASBURGER's (also Quertrennung des Winkels) vorliegt, immer bleibt davon ein Punkt in STRASBURGER's Befund unberührt und höchst interessant, nämlich der, dass je eine so getrennte Hälfte einer primären Schleife für je eine Tochterkernfigur bestimmt ist. — Da die Verdoppelung der Fäden durch diese Halbirung bei Thieren offenbar durch die Längsspaltung der Schleifen repräsentirt wird, so würde sich der Analogieschluss machen lassen, dass auch hier je eine Längshälfte (Schwesterspaltstrahl) eines primären Segmentes auf je eine Seite des Aequators zu rücken und je einer Tochter anzugehören hat. Ich habe diese Frage, die bei Amphibien äusserst schwer zu entscheiden bleibt, oben (S. 235) schon kurz berührt. Anscheinend würden gegen eine solche Vertheilung der Spaltfäden die Fälle von doppelstrahligen Tochtersternen sprechen, von denen einer in Fig. S, 6 (S. 258) gezeichnet ist. Aber ich sagte schon, dass man solche Fälle wegen ihres äusserst seltenen Vorkommens wohl nur als Varianten, Abnormitäten des Theilungsvorganges auffassen kann, bei denen es fraglich ist, ob überhaupt eine normale Kern- und Zelltheilung resultirt. Bei einer solchen Abartung des Kräftespiels können die noch ungetrennten Doppelfäden in zwei Portionen polarwärts auseinandergerückt sein und so Bilder geben, wie Fig. S, 6 hier oder Fig. 9, Taf. XVII in 34.[2])

Die Form, welche STRASBURGER die „fertige Kernplatte" nennt — hier versinnlicht durch die Schemata Taf. VIII, Fig. VIIf u. VIIId, vergl. Fig. 61 — habe ich der Sternform der Mutterkernfigur bei Thierzellen verglichen (Taf. VIII, Fig. I, e—g), und glaube dazu hinreichenden Grund zu haben. Mögen die Schenkel der Schleifen bei den Pflanzen auch ungleichere Länge haben wie dort, mag bei ihnen der kürzere Schenkel ausgesprochener äquatorial und der längere polar gerichtet stehen[3]), so herrscht doch in beiden Fällen der we-

1) Ich bitte aber, mir diesen Gedanken nicht als „Behauptung" auszulegen.

2) Wenn diese etwas Normales und Typisches wären, so hätte ich sie bei langjährigem Suchen in einem grossen Material öfter finden müssen.

3) So sehr regelmässig ist diese Lagerung ja auch bei Pflanzen nicht überall; vergl. Fig. 61 hier, und STRASBURGER's Fig. 113, welche der letzteren sehr ähnelt.

sentliche Typus, dass die Winkel der Schleifen monocentrisch gegen den Mittelpunkt der Zelle gekehrt sind, nur wenden sie sich bei den Pflanzen nicht genau so, wie bei den Thieren, gegen den Centrumspunkt, sondern gegen ein grösseres Feld der Aequatorialebene. Das ist aber doch kein sehr erheblicher Unterschied.

In den vorhergehenden Stadien freilich würden die Verhältnisse bei den Pollenmutterzellen, nach STRASBURGER's Beschreibung, umgekehrt liegen wie bei den Sternformen von Salamandra: insofern dort die Yförmigen primären Schleifen (Taf. VIII, Fig. VIIc) mit dem Stück, das dem früheren Winkel entspricht (a, b daselbst), noch peripher gekehrt stehen sollen. Ich habe dies in dem Schema so gegeben, wie es STRASBURGER S. 12 beschreibt, obwohl ich in seinen bezüglichen Abbildungen (Fig. 24, 25) keinen deutlichen Ausdruck davon finde, denn die wenigen unter den vielgestaltigen Elementen, welche dort annähernd Schleifen- oder Y-Form erkennen lassen, kehren vielmehr die Schenkel nach aussen und den Fuss nach innen (Fig. 24). — Dieser Zustand hat jedoch mit der Sternform bei Salamandra keine Vergleichungspunkte, denn ihm entspricht ja hier ein früherer, wo die Segmente noch keine bestimmte centrische Anordnung erkennen lassen, obwohl dies dann in der Anbahnung begriffen sein mag (etwa Fig. Ic Taf. VIII, und Fig. 34—37.)

Ich habe noch ein besonders eigenthümliches pflanzliches Object, das durch STRASBURGER's frühere Beschreibungen bekannt ist, Spirogyra [1]), jetzt näher mit Hülfe der Safraninbehandlung [2]) bezüglich der Theilung untersucht. Dasselbe hat gleichzeitig [3]) STRASBURGER (133a) gethan, und nach den Ergebnissen dieser Behandlung seine früheren Angaben (132a) in der Art modificirt (133a S. 49),

---

1) Zwei Arten, mir durch die Güte Herrn E. HEUSER's in Aachen zugänglich geworden; eine rundkernige, eine plattkernige, die Species wurde noch nicht festgestellt. Die plattkernige scheint mir nicht mit STRASBURGER's Sp. majuscula identisch zu sein, da die Anfangsstadien der Theilung (STRASBURGER Fig. 163, 164) abweichend geformt sind (Fig. 48—52 hier). Die späteren Stadien sind offenbar ganz ähnlich.

2) Diese ist hier schwierig, wegen der Schrumpfungen der Membran beim Auswaschen mit Alkohol und Uebertragen. Das Verfahren, das ich mir mühsam ausprobirte und Herrn HEUSER mittheilte, ist folgendes: Färbung der mit Chromsäure fixirten Algenfäden in starkem Safranin, Auswaschen mit verdünntem Alkohol, der nach und nach immer concentrirter genommen wird; nach noch nicht vollständiger Ausziehung allmählicher Zusatz von verharztem Terpentinöl zu dem Alkohol, fortwährendes Schütteln und Abgiessen und neuer Terpentinölzusatz, bis so gut wie kein Alkohol mehr vorhanden, dann Einschluss in Terpentinöl. So erhält man meist gute reine Kerntinction und schliesst Schrumpfung aus.

3) Meine bezüglichen Arbeiten wurden bis Ostern d. J. gemacht, die hier gegebenen Abbildungen von Spirogyra sind damals gezeichnet, und waren vor dem Erscheinen von STRASBURGER's Arbeit gedruckt.

dass wir uns über die Verhältnisse der chromatischen Theilungsfigur wesentlich in Einklang befinden; über die letztere kann ich mich deshalb sehr kurz fassen.

Die Bauverhältnisse des ruhenden Kerns und seiner Membran bei der plattkernigen Species (Taf. IIb Fig. 30, IVa Fig. 47) sind, wie dort dargestellt und S. 159 und 167 besprochen, und ebenso werden sie jetzt von STRASBURGER aufgefasst; doch nimmt er auch hier als wahrscheinlich das Gerüst in Form eines einzigen continuirlichen Fadens an. Das Fadenwerk enthält Chromatin, aber wenig im Vergleich zu dem grossen (zuweilen mehrfachen) Nucleolus. Mit dem Anfang der Theilung nimmt hier der Kern (abweichend von Spir. majuseula) eine etwas rhombische Form an (Fig. 48, 49); bei der rundkernigen Art nähert er sich in etwas einer cubischen (Fig. U2, unten; wird dann noch einmal mehr rund, Fig. U3). Der Nucleolus deconstituirt sich jetzt (Fig. 49, Fig. U3, unten), wobei er bei der plattkernigen Art blassere Seitenlappen zeigt. Es folgen Stadien (Fig. 50, 51, U4) in denen die chromatische Figur bei der Winzigkeit der Verhältnisse einem Körnerhaufen gleicht, der aber wohl ein feinfadiger Knäuel sein kann. Die Kernmembran, die bisher noch schärfer und deutlicher wurde als in der Kernruhe, wird jetzt bei der plattkernigen Art zerlegt (Fig. 51, 52), bei der rundkernigen besteht sie noch länger. Von nun an zeigt die chromatische Figur deutlich feine längs (-polar)-gestreckte Elemente, also Fäden von feinkörnigem Habitus, scharf tingirbar, etwas geschlängelt und gebogen, aber um ihre Lagerungsverhältnisse sicher zu stellen, sind die Dimensionen zu fein; Fig. 54 zeigt, was sich davon mit ZEISS 1/18 eben noch erkennen lässt.[1]) Durch Druck auf das Deckglas erhält man zuweilen Umwendungen der Figur und Ansichten vom Pol aus (Fig. 59), welche die Feinheit der Fäden zeigen, und zwischen den vielen optischen Querschnitten von solchen auch Windungen und Biegungen wahrnehmen lassen. — Dann folgt die Scheidung der chromatischen Figur in ihre Tochterhälften (Fig. 55, 56, STRASBURGER's Fig. 167), bei denen es trotz der Kleinheit und Dichtigkeit der Figuren doch deutlich auffällt, dass die Fäden an Dicke erheblich zugenommen haben. Weiter deutliche Knäuelformen (Fig. 57) mit wiederum verdickten Fäden, entsprechend STRASBURGER's Fig. 168—169; in den folgenden Rückbildungsformen der Tochterkerne (Fig. 58), die schon eine Membran erhalten haben, finde ich

1) Bei der rundkernigen Species sind die Verhältnisse noch um so viel feiner und undeutlicher und die Färbung schwieriger, dass ich sie für die chromatische Figur hier nicht weiter heranziehe; Fig. 60 giebt den Eindruck, den bei ihr Safraninpräparate der eben besprochenen Stadien mit ZEISS 1/18 machen.



die chromatische Masse dann zunächst in mehrfachen rundlichen Klumpen, schon etwas compact und stark färbbar wie die grossen Nucleolen der ruhenden Kerne. Für fernere Rückbildungsstadien dieser Kerne zu dem Gerüstzustand der Ruhe sei auf STRASBURGER's Fig. 174—177 verwiesen.

Die Bilder der Fig. 56—57 lassen sich zwanglos den sonstigen Stern- und Knäuelformen der Tochterkerne vergleichen. Schwieriger zu beurtheilen sind bei der Kleinheit der Elemente die vorhergehenden Stadien. Doch glaube ich die Kernfiguren in F. 50—51 als Fadenknäuel deuten und eine durchgehende Zusammensetzung derselben in Fig. 52—54 aus Fäden annehmen zu dürfen, um so mehr, als auch STRASBURGER jetzt gleicher Ansicht ist und seine frühere Meinung, nach der die Kernplatten hier aus Körnchen bestehen sollten (132a, S. 175), damit verlassen hat. Bezüglich der Anordnung dieser Fäden lässt sich allerdings nicht beweisen, aber doch vermuthen, dass sie etwa denen in Fig. 61 von Lilium und dem nach STRASBURGER entworfenen Schema Fig. 8 Taf. VIII d, e, g, entsprechen kann, was auch wohl mit dessen jetziger Meinung stimmt. (S. 50 a. a. O.).

Hinsichtlich der chromatischen Figur braucht also auch für dieses eigenartige und schwierige Object gerade keine fundamentale Abweichung vom sonstigen Typus angenommen zu werden, und um dies zu zeigen, habe ich grade Spirogyra hier speciell mit vorgeführt, statt anderer Pflanzen, bei denen die Uebereinstimmungen mit dem Thierreich viel handgreiflicher sind. — Auffallend und eigen bleibt es immerhin, dass hier die chromatischen Fäden in der Mutterfigur so erheblich geringere Dicke haben, als in den Tochterfiguren. —

Für viele andere pflanzliche Zellen, bei denen die Elemente der chromatischen Figuren sehr geringe Dimensionen haben, lässt sich zwar nicht beweisen, dass dieselben Fäden, und dass ihre Anordnungsverhältnisse von ähnlichem Typus sind, wie z. B. bei den Amphibien oder den Liliaceen; aber ebensowenig lässt es sich beweisen, dass dieselben ganz abweichend geformt oder geordnet, und dass sie etwa Körner wären, obgleich es bei ihrer Kleinheit so aussehen kann. Dies habe ich früher schon vertreten (38, S. 68—69), als STRASBURGER und Andere noch an der vermeintlichen Körnernatur festhielten.[1] Jetzt hat STRASBURGER sich überzeugt, dass diese anscheinenden Körner doch auch überall Fäden sein können, und deutet sie als solche nunmehr bei vielen kleinkernigen Pflanzenzellen, von denen er Abbildungen giebt: so Iris sibirica, Aspar-

1) 132a, S. 331 u. a. a. O.

agus officinalis, Dictamnus albus; wenigstens lässt sein unterster Satz auf S. 96, 133a vollen Spielraum für diese Deutung.

Ich zeichne hier noch nach einem, mir von Soltwedel freundlich überlassenen Präparat, das ich mit Safranin nachgefärbt habe, zwei Kernfiguren von Iris sibirica in Fig. 69; mit Zeiss 1/18 erkennt man, aber auch nur an einzelnen günstigen Exemplaren, so deutlich wie dort gezeichnet, Fäden in den Figuren; die Anordnung derselben ist auch mit diesem System nicht sicher zu stellen, mit schwächeren sehen die Mutterfiguren nur wie plane, meist zusammenhanglose Körner-Gruppen aus, die Tochtersterne undeutlich-streifig. Man wird aber wohl schwerlich glauben wollen, dass es sich mit diesen Figuren wesentlich anders verhielte, wie bei anderen grösseren und deutlicheren.

Ich glaube somit sagen zu können, dass die Fädennatur der chromatischen Elemente auch bei Pflanzen mindestens wahrscheinlich, zwar nicht bei allen Objecten zu beweisen, aber auch noch nirgends widerlegt ist.

Ich komme endlich, im Anschluss an Spirogyra, zu einem Punkt, in dem eine erhebliche Differenz aufzuklären ist, zu der Entstehung der achromatischen Figur (Kernspindel).

Strasburger, Soltwedel und andere Botaniker leiten dieselbe jetzt aus Zellsubstanz ab, die in den Kern eindringe. Es ist oben (S. 220 ff.) ausgeführt, dass für diese Annahme bei Salamandra kein maassgebender Grund zu finden ist. Ich habe zunächst bei Spirogyra als einem Object, welches Strasburger früher (132a) besonders in dieser Richtung verwerthet hatte, die Entstehung der achromatischen Figur geprüft, und muss sagen, dass ich auch hier keinen solchen Grund finde, die geformte Substanz dieser Figur allein aus dem Zellkörper abzuleiten.

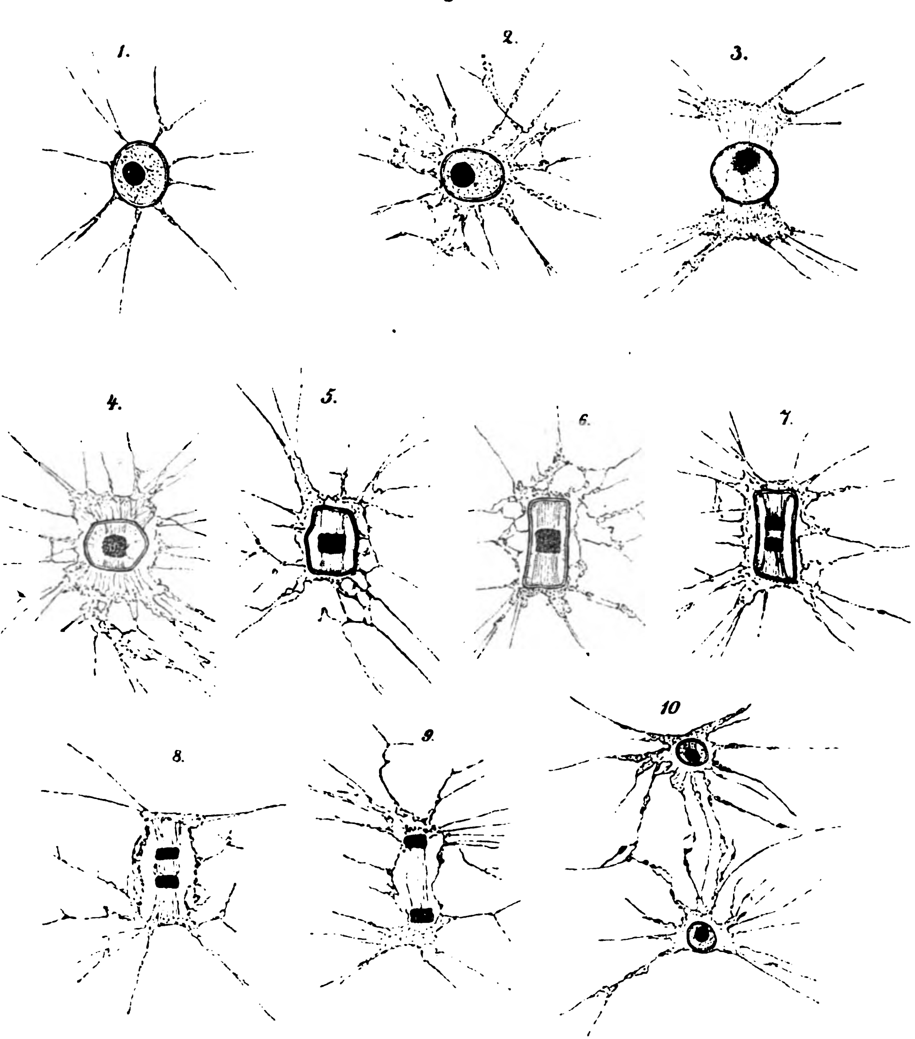
Bei der plattkernigen Spirogyra zeigen sich die Spindelfasern[1] im Kernraum allerdings zuerst in Stadien, wo die Kernmembran schon zerlegt wird (Fig. 51), und es sind vorher Zellfäden von polarwärts her gegen die Kernmembran gerichtet (Fig. 50). Aber die Masse der Spindelfäden in Fig. 51 und 52 erscheint nicht grösser, als die Masse der Netzwerke im ruhenden Kern (Fig. 30a, weiter 48, 49), wenn man von diesen das geringfügige Chromatin abzieht, das sie enthielten. Es ist dafür zu erinnern, dass diese Kerne flach sind, und dass z. B. in Fig. 50 demnach die blassen Stränge, die um die chromatische Figur her im Kern sichtbar sind, in der That viel reichlicher sind als sie an solchem Durchschnittsbild erscheinen.

---

1) Ich brauche hier weiter den kurzen Ausdruck, obwohl das achromatische Fädenbündel bei Spirogyra gerade nicht Spindel-, sondern Cylinderform hat.



Fig. U.



Reihe der Theilungsbilder von **Spirogyra**, rundkernige Art. Nur der Kern und die Mittelportion der Zelle ist gezeichnet.

Die Bilder 1—9 sind mit Camera clara, alle bei gleicher Vergrösserung aufgenommen (photographisch verkleinert). — Von jedem Stadium wurden zahlreiche Exemplare gefunden, die sich in Bezug auf Form des Kerns, Erhaltung der Kernmembran, Anordnung der Zellsubstanzstränge ganz so verhielten wie die gezeichneten, so dass diese durchaus als Typen der betreffenden Stadien dienen können.

Schematisch ist nur das Eine, dass in Nr. 1—7, zu Gunsten der Wiedergabe, die beiden Contouren der Kernmembran um etwa $^1/_3$ weiter auseinandergerückt sind, als es der natürlichen Dicke der Membran entspricht. Sie ist aber in all' diesen Formen deutlich vorhanden und doppelt contourirt, ausgenommen Nr. 7 (vergl. Erkl. der Fig. V).

Die Zellsubstanzstränge sind, ihrer Richtung und Mächtigkeit nach, genau den Präparaten entsprechend wiedergegeben.

Erläuterung: vergl. folgenden und vorstehenden Text.

Die Kernfigur in Fig. 53 dagegen ist nicht mehr flach in äquatorialer Richtung, sondern länglich trommelförmig; das blasse Fadenbündel in ihr braucht nicht eben voluminöser zu sein als die intranuclearen blassen Stränge in Fig. 50—51, obwohl es in der Zeichnung so aussehen muss.

Aber ich wende gar nichts dagegen ein, dass bei der Zerlegung der Kernmembran Substanz aus dieser, und dass auch noch Zellsubstanz mit in die achromatische Spindel hineinbezogen werden mag; ich kann mich nur nicht von einem activen Hineindringen oder Hineinwachsen der Spindelfasern von den Polen her überzeugen, wie solches von STRASBURGER ja vertreten worden ist (132a, S. 370.)

Es ist hier betreffs der schwindenden Kernmembran noch einzufügen, dass bei der plattkernigen Species in späteren Stadien (Fig. 52—56, 59) weit um die Kernfigur her eine zarte, zusammenhängende Schicht von Zellsubstanz ausgespannt liegt; ich zeichne ihren Contour in Fig. 55, 56, 59 so scharf, wie man ihn manchmal sieht. Diese Schicht könnte mit einer Kernmembran verwechselt werden und den Glauben veranlassen, dass solche sich bis in diese Stadien erhielte, hiervon kann aber keine Rede sein, wie es die Bilder des vorgängigen Membranschwundes (Fig. 51, 52) ohne Weiteres zeigen.

Die rundkernige Spirogyra[1]) gewährt in vieler Beziehung für unsere Frage noch besseren Aufschluss.

Die Vorstellung, welche STRASBURGER früher vertrat (132a) und für Spirogyra auch jetzt festhält (133a S. 50 oben), „dass Protoplasma der Zelle (Cytoplasma) an den Polen sich ansammle und in den Zellkern eindringe, um hier die Spindelfasern zu bilden" — erhält eine scheinbare Stütze an diesem Object durch folgende, von ihm constatirte und verwerthete Thatsache: in den Anfangsstadien finden sich constant an den Polen dichtere Massen von Zellsubstanz (Fig. U, 3, 4; Fig. V unten[2]), und von diesen feine Stränge zum polaren Umfang des Kerns gespannt. In minderem Maasse zeigt sich das Gleiche auch bei der plattkernigen Art (Fig. 48—50 Taf. IVa), und deutlich auch bei der Sp. majuscula STRASBURGER's (133a, Fig. 164), wo die Kernpole durch diese Massen concav eingetieft werden. Noch während diese Ansammlungen bestehen, sieht man im Kern die Spindelfasern auftreten (Fig. U 4, Fig. 50, weiter 51), und sieht ihr Bündel an Länge bedeutend zunehmen. STRASBURGER wies be-

1) Ihre Theilungen ähneln denen von Spyrogyra nitida, s. STRASBURGER 132a, Fig. 27 ff., Taf. XI.

2) In der ich gerade deshalb die Zellsubstanzstränge um den Kern her genau mit angegeben habe.

sonders darauf hin (132a S. 175), dass diese polaren Plasmaanhäufungen in dem Maasse wieder abnehmen, als die Kernspindel wächst.

Dies ist durchaus richtig, wie Fig. U demonstrirt, aber es beweist keineswegs, dass nun hier Protoplasmafasern in den Kern hineinwüchsen. Ein Blick auf meine Figurenreihe U zeigt nämlich sofort, dass die Ansammlung von Cytoplasma um den Kern schon in Anfangsstadien, wie Nr. 2, von überallher beginnt (Dicke der Stränge!), dass sie in 3 und 4 ihren Höhepunkt hat, dass sie in der Folge (5—8) sich wieder vertheilt, aber nicht in den Kern, sondern wieder in die Peripherie der Zelle.

Das folgt einfach aus der wieder zunehmenden Dicke dieser Stränge in den Stadien 4—7, welche in diesen ganz typisch ist, gegenüber Fig. 3 mit ihren spitzen schlanken Strahlen. Die Cytoplasmahäufungen fliessen in diesen offenbar wieder ab. Dass sie nicht im Kern Platz finden können, folgt schon aus ihren Grössenverhältnissen zu dem des Kerns und des in ihm entstehenden achromatischen Bündels.

Soviel sich schätzen lässt, gewährt das Kerngerüst in Fig. U 1, 2, 3, vergl. Fig. V, wenn man dessen geringen Chromatingehalt subtrahirt, recht wohl Masse genug, um das achromatische Faserbündel in Fig. 4—6 ff. zu liefern [1]): man muss hier wieder in Anschlag bringen, dass die Kerne in Nr. 1—4 rundliche, in 5—7 cylindrisch-langgestreckte Form haben, und das Fadenbündel in ihnen in letzteren Formen zwar an Länge zu, aber an Durchmesser abnimmt.

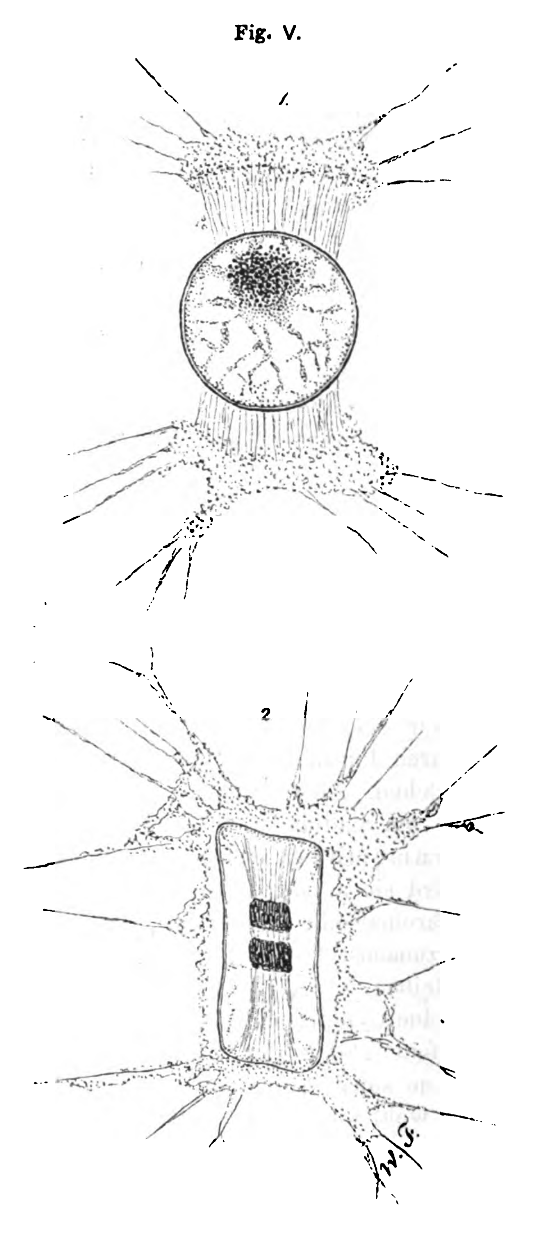
Da aber dies nur eine Schätzung bleibt, so könnte immerhin ein Theil der polaren Plasmahaufen jetzt in den Kern und die Spindelfigur mit eingehen. Aber dann ist zu fragen, wie es hineinkommen soll. Denn vom Stadium 1—6 Fig. U ist bei der rundkernigen Art die Kernmembran deutlich in voller Dicke erhalten, erst im Stadium 7 wird sie an den Polen undeutlich; aber schon in 4, 5 und 6 ist das achromatische Bündel da. Für seine Ableitung von aussen müsste man zunächst Poren der Kernmembran voraussetzen — die ja möglich bleiben, s. S. 172—173 — und müsste man ferner annehmen, dass einzelne Cytoplasmafasern in activem Vordringen gerade solche höchst feine Poren der Kernmembran aufsuchen und passiren müssten. Eine solche Annahme hat so viel Unwahrscheinliches, dass man sie wohl nicht ohne Noth machen wird.

Daher sehe ich keine bessere Erklärung als die, dass die Spindelfasern, wie sie in Fig. 4—5 vorliegen, aus achromatischer Substanz des Kerns entstanden sind. Dann sind die Veränderungen

1) Es kann vielleicht auch noch achromatisches Substrat aus den grossen Nucleolen hinzukommen.

der Kernfigur, welche bis hierhin abliefen, offenbar unabhängig von einer Anregung durch etwa hineingedrungene Zellsubstanz erfolgt.

Fig. V.



Rundkernige Spirogyra. 1) Vergrösserte Darstellung von Fig. U 3. 2) Stadium Nr. 7 ebenda. In Fig. U, 7 ist an den Polen die Kernmembran bei den kleinen Verhältnissen noch mit Doppelcontour angegeben. Fig. V 2 zeigt, dass dieser jetzt nicht mehr deutlich ist.

Diese Veränderungen — Fig. U 4, 5, 6 — entsprechen aber zeitlich den Knäuelformen, und weiter der monocentrisch-äquatorialen Anordnung (meiner Sternform, STRASBURGER's Kernplatte); man kann also nicht sagen, dass diese Form der Kernfigur durch directe Einflüsse von eingedrungener Zellsubstanz (Cytoplasma STRASBURGER's) veranlasst und geordnet würde.[1])

In dem Stadium 6 und 7 nun wird die Kernmembran in der That, wie STRASBURGER beschrieben hat, an den Polen undeutlicher und offenbar nach und nach zerlegt (Fig. V, 2), was bei der anderen Species noch früher erfolgt (Fig. 51, 52). Am seitlichen Umfang des Kerns bleibt sie noch länger intact, wird aber dann auch in Stränge und Lamellen aufgelöst (Fig. 54, U, 8).[2]) Ich gebe nun gern zu, dass in diesem Zustand sowohl Portionen der zerlegten polständigen Kernmembran, als auch anschliessende Zellsubstanz, in einigem Maasse mit in die Endtheile der Spindelfigur einbezogen werden können. Es ist schwer, die Massenverhältnisse zu schätzen, und eine Zunahme der Spindel in diesem Stadium lässt sich deshalb nicht ausschliessen.

Noch mehr wird ein Eindringen von Zellsubstanz in den Kern durch die Befunde befürwortet, die STRASBURGER jetzt von den Pollenmutterzellen bei Fritillaria u. a. mittheilt (133a, S. 8, 9ff.). Er beschreibt hier in den Stadien der ersten Segmentirung (Schema Taf. VIII, Fig. VIIa) den Kernraum innerhalb der Kernmembran als aufs Deutlichste leer von geformten Bestandtheilen, ausser den Schleifen; mit der Zerlegung der Kernmembran (Schema c) dringe ebenso deutlich das umgebende Zellplasma in den Kernraum ein, fülle ihn an und dränge die Segmente nach der Mitte zusammen. Was nun zwar die vorherige Leerheit der Kernhöhle von geformten achromatischen Theilen angeht, so gebe ich zu erwägen, dass die Objecte STRASBURGER's Essigmethylgrün- und Chromsäure-Safraninpräparate waren: an solchen sieht es bei Salamandra, in Figuren wie 33—36 hier, auch ganz so aus, als ob zwischen den chromatischen Fäden gar nichts da wäre als Kernsaft, nimmt man aber Chromessigsäure, so zeigen sich daneben die dort gezeichneten blassen Stränge. Dasselbe oder andere Mittel wären also auch bei den Pollenmutterzellen zu versuchen, ehe man über die Abwesenheit achromatischer Stränge entscheidet. — Aber davon abgesehen, wird das Eindringen von Zellsubstanz durch STRASBURGER hier als so massig und deutlich geschildert, dass ein Nichtkenner des Objects dagegen keinen Einspruch thun kann. Worauf ich aber Werth lege, ist Folgendes: das

---

1) 133a, S. 95, unten.

2) Der scharfgezeichnete äussere Contour in Fig. 55, 56, 59 entspricht, wie gesagt, nicht einem Rest der Kernmembran.

Cytoplasma dringt dort bei Fritillaria nach STRASBURGER's Beschreibung nicht von den Polen her ein [1]), sondern von ringsum her, und ferner, es dringt nicht in Gestalt von geformten geraden Fäden ein, welche eben die Spindelfasern selbst wären, sondern diese differenziren sich erst nachträglich in ihm, und zwar sind sie, ihrer Masse nach, offenbar [2]) sehr wenig mächtig im Vergleich mit dem eingedrungenen Zellplasma. — In dieser Form hätte eine Ableitung der Spindelfasern aus Zellsubstanz nichts, was ich mit eigenen Erfahrungen [3]) unvereinbar finden würde: ich habe mich nur dagegen erklärt (38, S. 75), dass das Spindelfaserbündel von den Polen direct in den Kern hineindringe, und fand nichts Aufklärendes darin, dass es dabei direct und mechanisch Umformungen in der chromatischen Figur anstiften sollte. Einiges, was sich hieran knüpft, bleibt im Theil V dieses Capitels zu sagen.

Eine besondere Ansicht über die achromatischen Fasern, neuerdings von ZALEWSKI (154) und SOLTWEDEL (127) vertreten, ist hier noch zu erwähnen: Beide fassen die Spindelfasern als hohle Schläuche auf, in welchen sich die chromatischen Elemente bei ihrer Ordnung zur centrischen Form (Kernplatte, Muttersternform) verschieben, und welche, von diesem Inhalt freigeworden, dann als die dünnen Fasern der Spindel persistiren sollen. ZALEWSKI (nach Arbeiten an den Pollenmutterzellen von Lilium candidum) leitet dabei die Substanz dieser Röhren aus dem Kern selbst ab, indem er die „Kernelemente" als mit Nuclein gefüllte Schläuche auffasst, und gesteht der Zellsubstanz keinen Antheil an der Spindelbildung zu. SOLTWEDEL andererseits lässt in STRASBURGER's Sinne Zellensubstanz in den Kern eindringen, die „Elemente der Kernsubstanz" (gleichbedeutend mit den chromatischen Fäden) umhüllen, und bei deren Wanderung nach dem Aequator als leere Hülsen zurückbleiben. — Ich stimme mit STRASBURGER ganz darin überein, dass für beide Versionen kein Grund abzusehen ist, und muss es unmöglich finden, mir eine körperliche Vorstellung davon zu bilden, wie z. B. die feinen Spindelfäden in meiner Fig. 39 durch die Vorstadien von Fig. 38, 37, 36, 34, 32 hindurch in der Art entstanden und zur Spindel geordnet sein sollten, dass sich die achromatischen Fäden aus ihnen herausgezogen hätten. Ganz ähnliche Knäuelformen wie jene kommen ja aber, wie STRASBURGER jetzt gezeigt hat, als Anfangsstadien auch bei den Pollenmutterzellen der Liliaceen vor.[4])

1) Wenigstens finde ich dies nicht angegeben.

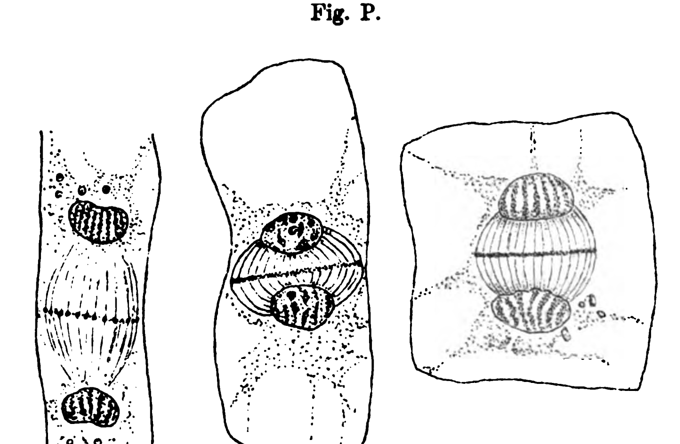
2) Vergl. **133 a**, Taf. I, Fig. 14 ff.

3) Nach denen sie sich bei Salamandra allerdings aus achromatischer Kernsubstanz anlegen, s. S. 223 ff.

4) Einige kritische Bemerkungen ZALEWSKI's (**154**, S. 6, 7) gegen meine

Für die eigenthümlichen und wichtigen Verhältnisse der Zellkörpertheilung bei Pflanzen, die Zellplattenbildung und ihre Erscheinungen, die hier im Pflanzenreich gegenüber der Einschnürung des Zellkörpers die Regel bilden, habe ich ganz auf die reichhaltigen Angaben STRASBURGER's (132a) zu verweisen. Einiges, was analoge Erscheinungen bei Thierzellen betrifft, ist oben [1]) besprochen. Allgemein bemerkenswerth bleibt, dass die Zellplattenbildung in dem ent-

Fig. P.



Pflanzenzellentheilungen mit Zellplatten, nach STRASBURGER skizzirt (Zellbildung und Zelltheilung, 3. Aufl., Taf. VII, Fig. 18, 1, 20: Nothoscordum fragrans und Corydalis cava). 1. Bildung der Zellplatte; 3. Verschmelzen der Elemente derselben, 2. bauchige Ausdehnung des Mitteltheils der Spindel mit der Zellplatte.

sprechenden Zeitpunkt der Karyokinese beginnt, wo bei Thierzellen die Theilung des Zellkörpers durch Abschnürung erfolgt: zur Zeit der Knäuelform der Tochterkerne.

Schleifentheorie darf ich jetzt für erledigt halten, nachdem STRASBURGER selbst gerade den Punkt, in welchem sich ZALEWSKI auf seine Seite und mir gegenüber gestellt hatte, auf Grund verbesserter Methoden jetzt ebenso aufgefasst hat, wie ich (133a: allgemeines Vorkommen von Fadenschleifen, auch bei den Pollenmutterzellen von Lilium candidum).

Der Vorwurf ZALEWSKI's (S. 7), dass ich in meiner Arbeit nirgends von Kernkörperchen geredet hätte, kann wohl nur auf Nichtkenntniss meiner Arbeiten 34 und 38 beruhen, in denen ich das Verhalten der Nucleolen bei den Theilungen von Salamandra u. a. so genau, wie es bei den Objecten überhaupt thunlich war, verfolgt habe.

Sonstige neuere botanische Literatur, welche die allgemeinen Verhältnisse weniger berührt oder durch STRASBURGER rectificirt worden ist, ist bei ihm in 133a nachzusehen.

1) S. 246ff.

Ich gebe hier nur einige bezügliche Skizzen nach Abbildungen STRASBURGER's. Die Zellplatte wird nach seinen und TREUB's Erfahrungen (132a, S. 342ff.) aus kleinen Körnchen gebildet, die ihren Reactionen nach von den gewöhnlichen pflanzlichen Protoplasmakörnern differiren, zuweilen, doch meistens nicht, Stärkereaction geben. Diese Körnchen bilden das Material für die Formung der Cellulosewand, die jetzt zwischen den Schwesterhälften der Zelle entsteht; sie gehen in der Bildung dieser Wand auf. Sie stecken entweder in der Substanz der Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernen, und erscheinen dann als Verdickungen dieser Fäden, oder sie liegen deutlich zwischen denselben (a. a. O. S. 343). — Diese Verbindungsfäden sind hier nicht blos die ursprünglichen (achromatischen) Spindelfasern, sondern es kommen zahlreiche neue, zwischen und neben ihnen auftretende hinzu. Für die weiteren Details der Bildung der Zellplatte und Cellulosewand verweise ich auf STRASBURGER's specielle Angaben.

Dass äquatoriale Differenzirungen im Bereich der achromatischen Figur, also Zellplatten, auch bei thierischen Gewebszellen nicht fehlen, die sich durch Einschnürung theilen, ist lange bekannt [1]), und wird hier durch meine Fig. 46 illustrirt; soviel mir scheint, sind diese Differenzirungen auch im Thierreich als typische Erscheinung der indirecten Theilung anzusehen. Sie sind dies hier zwar nicht in dem Sinne, wie bei den membranhaltigen Pflanzenzellen, wo die beginnende Bildung der Zellwand schon mit in den Theilungsprocess hineinspielt; das kommt bei membranlosen Thierzellen natürlich nicht in Betracht. Die Differenzirung aber ist auch hier vorhanden und kann wohl nur in zweierlei Sinn gedeutet werden: entweder sie ist irgendwie ein bedingendes Moment für die Einschnürung des Zellkörpers, die in der gleichen Ebene erfolgt — in diesem Fall müsste die Zellplatte in den Spindelfäden natürlich stets schon in den Stadien der ersten Einschnürung (z. B. Fig. 45) angelegt sein, wenn auch bei thierischen Gewebszellen dann noch nicht erkennbar — oder sie ist nur eine Folgeerscheinung der Einschnürung, die schon von aussen her auf das Fädenbündel wirkt. — Hierzwischen lässt sich jetzt wohl nicht entscheiden, aber es ist in jedem Falle motivirt, dass man die Erscheinung, nach Analogie der pflanzlichen Verhältnisse, auch hier als Zellplatte bezeichnet.

1) Durch BÜTSCHLI (23) bei embryonalen Blutzellen, Räderthieren, Eiern von Nephelis und Schnecken, durch FOL (48 u. a.) bei Eiern von Pterotrachea u. a., VAN BENEDEN bei Dicyemiden (14), seitdem vielfach gefunden. Vergl. auch MAYZEL, oben S. 292, und 38 (Echiniden).

IV.

Bemerkungen über indirecte Theilung bei Protisten.

Der grösste Theil der hier bisher vorliegenden Kenntnisse ist durch die bekannten, schönen Arbeiten von Bütschli (22, 23, 23a) an Infusorien geliefert, denen sich die von Richard Hertwig über Spirochona gemmipara (68) und von A. Gruber (55, 56) über Euglypha alveolata und andere Monothalamien angeschlossen haben. Diese Fälle gehören allerdings zum grössten Theil nicht in die Kategorie der eigentlichen indirecten Zelltheilung, sondern fallen unter die der Kerntheilung, welche bei der Conjugation der Infusorien verläuft oder den Sprossungsvorgängen sich anschliesst.

Ich selbst bin auf diesem Gebiet fast ein Fremder und daher nicht in der Lage, das reiche Material, das namentlich in Bütschli's Arbeiten vorliegt, in Vergleich mit den Kerntheilungen anderer Organismen zu ziehen. Bütschli selbst hat dies aber bereits vielfältig gethan, und ein Blick auf die Theilungen der Nucleoli (Nebenkerne, O. Hertwig) bei Infusorien, wie sie z. B. Bütschli's Taf. X, von Euplotes und Carchesium, Taf. XI und XII, von Stylonychia und viele andere Figuren darstellen, kann zeigen, wie weit solcher Vergleich berechtigt ist. Damals waren die Einzelheiten der Karyokinese noch wenig bekannt, und Bütschli hatte bei seinen Arbeiten nicht die Hülfsmittel der Tinction, die uns jetzt zu Gebot stehen; dennoch geben jene Figuren jedenfalls den vollen Eindruck, dass es auch hier eine zweifache Figur im sich theilenden Kern, eine chromatische und achromatische giebt [1]), und lassen es möglich, dass Anordnungen der chromatischen Substanz im Kern auch hier der eigentlichen Spindelfigur vorhergehen und nachfolgen, welche den Knäuelformen bei Thieren und Pflanzen verglichen werden können. — Andererseits ist aber doch im Habitus dieser Figuren so manches Fremdartige, dass es nicht gerechtfertigt wäre hier und dort auf ganz correspondirende Verhältnisse zu schliessen. Die weitere Entscheidung darüber muss den auf diesem Gebiet kundigen Forschern und einer Vervielfältigung der Methoden vorbehalten bleiben.

R. Hertwig's (68) Beschreibung der Kerntheilung bei dem peritrichen Infusor Spirochona gemmipara zeigt vom heutigen Standpunkt betrachtet viele Uebereinstimmungen mit den Vorgängen bei Wirbelthieren und Pflanzen. Es scheint mir hinreichender Grund zu bestehen, dass man den hier sehr lebhaften Formwechsel im Kern [2])

1) Ob durchweg, darf ich nicht beurtheilen.
2) Hertwig's Fig. 1, Taf. I, 15a, Taf. XII.

der Knäuelform, die folgenden deutlich radiären Bilder [1]) der Sternform, die glänzenden Endstücke in den folgenden Bildern [2]) im Wesentlichen den Tochterfiguren vergleicht; die feinen Streifen der letzteren Bilder entsprechen ohne Zweifel den achromatischen Fäden, das nicht gestreifte Mittelstück (m bei HERTWIG) der Zellplatte.[3]) GRUBER (55) hat dem „Streifigwerden" des Kerns bei Euglypha (Fig. Y, S. 329 hier) auch stets eine Knäuelform voraufgehen sehen. Man muss aber in der vergleichenden Deutung dieser Protisten-Kerntheilungen vorsichtig sein, da Manches hier doch eigenthümlich bleibt; ich erinnere nur daran, dass nach R. HERTWIG's genauer Beschreibung bei Spirochona der ruhende Zellkern (Nucleus, ausserdem noch 3 Nebenkerne vorhanden) aus zwei verschiedenen Abtheilungen besteht, einer grösseren, feinkörnigen, einer kleineren, homogenen, welche den Nucleolus enthält. Ein ähnliches Verhalten ist, so viel ich weiss, ausserhalb des Protistenreiches nirgends bekannt.[4])

Bei so eigenthümlich organisirten Cellularorganismen, wie die Infusorien und Rhizopoden sind, können auch manche Verhältnisse der Zell- und Kerntheilung sehr eigenthümlich verändert sein, gegenüber den Vorgängen in den Zellen complicirter Körper.

V.

Ueber Sprossung mit indirecter Kerntheilung.

Gerade bei den zuletzt erwähnten Organismen, den Infusorien, finden sich auffallendste Beispiele der Zellvermehrung durch Sprossenbildung, das heisst, eine Zelltheilung, bei welcher der Mutterzellkörper einen zunächst kleinen, nach und nach vergrösserten Theil oder Fortsatz ausschickt, der sich dann zum Habitus der Mutterzelle umformt und von dem Stammkörper trennt. Bekanntlich kommt diese Zelltheilungsform auch im Thierreich, bei der Vermehrung der Blutcapillaren des Wirbelthieres normal vor; es ist möglich, dass dies im Bereich der Bindesubstanzgewebe auch noch anderweitig geschieht.

Für den Gegenstand dieses Capitels interessirt es vor Allem, wie sich der Kern bei der Sprossung verhält. Nach BÜTSCHLI's Untersuchungen bei Podophrya quadripartita (23a) ist das Erste die Anlage der Zellsprosse; in diese, schon angelegte und sogar schon

1) Taf. XI, 2, 8, Taf. XII, 15b.

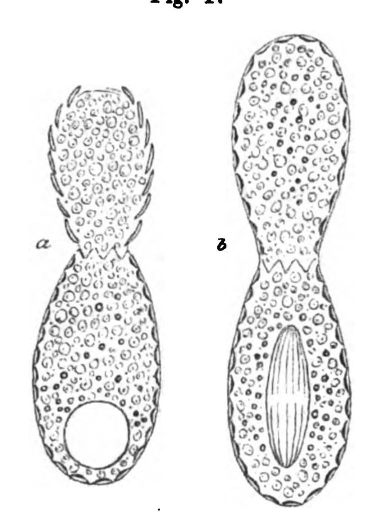
2) Taf. XI, 10a, 10b u. a. m.

3) HERTWIG, Fig. 10a, 10b Taf. X, 13—17 Taf. XII, siehe hier Fig. 46, und P, S.

4) Soweit nicht die Differenzirung von Spermatozoenköpfen damit verglichen werden kann.

mit Wimperkranz versehene, rückt der Kern mit einem Fortsatz hinein, und erst jetzt wird in ihm eine Fadenmetamorphose deutlich; seine Theilung, bei der das eine Theilstück im Sprössling, das andere im Mutterkörper bleibt, erfolgt erst, nachdem der Sprössling schon weit organisirt ist. BÜTSCHLI hat hieraus den Schluss gezogen, dass das Protoplasma, nicht der Kern das Veranlassende bei der Theilung sei. In dem gleichen Sinne kann der Befund GRUBER's an Euglypha (55) sprechen: hier ist, wie beistehende Skizze seiner Fig. 6 und 9 zeigt, eine Veränderung am Kern noch nicht zu sehen, während sich die Sprosse des Zellkörpers schon ausgebildet und mit Schalenplättchen bedeckt hat: sie ist bereits zu völliger Symmetrie mit der Mutterhälfte organisirt, wenn sich im Kern die Knäuelform, und weiter die Spindelfigur (Fig. Y, 2) zeigt. Erst jetzt rückt der Kern, nach vorgängiger Knäuelbildung und Ausbildung längsstreifiger Fadenfigur (2), gegen die Verbindungsbrücke beider Stücke, theilt sich noch im Mutterstück, und ein Tochterkern rückt in die Sprosse und lagert sich am anderen Ende derselben, indess die Verbindung sich trennt. GRUBER macht in seiner folgenden, auf andere Monothalamien erstreckten Arbeit (56) besonders geltend, dass es sich hier nicht um ein Wachsthum, sondern um eine wirkliche Theilung handle, dass dieser Vorgang am Protoplasmakörper beginne, und der Kern dabei eine passive Rolle spiele, da er offenbar nicht selbständig wandere, sondern durch das Protoplasma hinübergeleitet werde.

Fig. Y.



Zwei Theilungsstadien von Euglypha alveolata (Monothalamie), Skizzen nach A. GRUBER (55). 1. Sprosse der Zellsubstanz vorgeschickt, die bereits mit Schalenplättchen bedeckt ist. Kern, anscheinend unverändert, am gegenständigen Ende. (Es folgt ein Stadium, wo Knäuelanordnung im Kern ist). 2. Sprosse in Form und Bedeckung fertig; Kern zeigt längsgestreckte Fadenstructur. — Der Kern theilt sich darauf noch innerhalb der Mutterhälfte, und einer der Tochterkerne rückt in die Sprosse.

So sieht es augenfällig aus; es bleibt nur noch zu fragen, ob im Kern nicht *vor* der Entstehung der Sprosse schon innere, noch unsichtbar bleibende Veränderungen eingetreten sein könnten, die doch irgendwie einen Einfluss auf die Sprossenbildung haben. Die allerfrühesten Anfänge der Kernmetamorphose sind auch beim Wir-

belthier am lebenden Kern nicht zu sehen. R. HERTWIG hat auf solche Möglichkeit schon besonders hingewiesen (S. 183 a. a. O.). Bei seinem Object, Spirochona (s. O.), liegt die Sache in der That etwas anders: hier wird schon die erste Bildung der Sprosse von Vorgängen im Kern begleitet, welche der Knäuelbildung vergleichbar sind (Fig. 1, 2, Taf. XI), und schon gleich von Anfang an lagert sich der Kern mit einer Hälfte in die Sprosse hinein.

Mag dies auch noch unentschieden bleiben, so viel ist nach BÜTSCHLI's und GRUBER's Object sicher, dass auf die Austreibung der Sprosse selbst die weitere Metamorphose im Kern, also die Mechanik der Kerntheilungsfigur, nicht von Einfluss sein kann; und ebenso, dass diese Mechanik hier nicht von Einfluss ist auf die Abtrennung der fertigen Sprosse vom Mutterkörper. Denn wenn auch bei Podophrya sich letzteres vielleicht noch durchführen liesse, so wird es doch unmöglich bei Euglypha: hier theilt sich der Kern schon (GRUBER Fig. 10, 21), wenn er noch innerhalb der Mutterhälfte liegt, also nicht an der Stelle, wo die Sprosse sich von diesem abschnürt.

Indessen um die Ungleichzeitigkeit der Sprossenbildung und der definitiven Kerntheilung festzustellen, brauchen wir nicht erst die Infusorien und Rhizopoden. Die Sprossenbildung der Wirbelthiercapillaren ist lange bekannt. Es wird dabei aus einer Gefässwandzelle ein spitzer Spross ausgetrieben, der weiter wächst und sich später zu einer platten Zelle abgrenzt, die dann aufs Neue vorwärts sprosst. Dass nun dabei in den Capillarwandzellen reichlich indirecte Kerntheilungen zu finden sind, habe ich vor Jahren mitgetheilt (34) und ist seitdem mehrfach bestätigt. Ich habe mich mit dem Gegenstand seither weiter beschäftigt, er ist nicht ganz leicht zu verfolgen und die Untersuchung noch nicht abgeschlossen: soviel aber lässt sich sagen, dass keineswegs überall dort, wo eine Capillarsprosse abgeht, auch eine indirecte Kerntheilung in flagranti zu sehen ist. Man kann nicht anders annehmen, als dass die Zelle zuerst die Sprosse treibt, dann der Kern sich theilt, und einer von den Tochterkernen in die Sprosse einrückt. Ob hiermit gleichzeitig auch die Territorialscheidung der Zelle geschieht, oder sich erst später macht [1]), kann ich noch nicht sagen. Aber jedenfalls geschieht die Sprossenbildung auch hier nicht gleichzeitig mit der Theilung der chromatischen Kernfigur, sondern vorher, insofern ganz wie bei Euglypha.

In wie weit man aber diese Sprossungsvorgänge mit der gewöhnlichen Zelltheilung vergleichen und aus ihnen Schlüsse über das Wesen der letzteren ziehen kann, wird noch zu untersuchen sein.

---

1) Dann würde sie einer „freien Zellbildung“ im Sinne der Botaniker zu vergleichen sein, wie sie in den Embryosäcken vorkommt.



VI.

Indirecte Kerntheilung ohne Zelltheilung. — Mehrkernige Zellen.[1]

Das Vorkommen mehrkerniger Zellen bei Thieren ist so lange und vielfach bekannt, dass für die Literatur grossentheils auf die Handbücher verwiesen werden kann.[2])

In einigen thierischen Geweben ist ihre reichliche Anwesenheit typisch zu nennen. Ich erwähne von solchen Fällen zunächst einen lange bekannten: das Knochenmark. Die vielkernigen Zellen, welche als Myeloplaxen (ROBIN), Riesenzellen (VIRCHOW) oder Osteoblasten (KÖLLIKER) benannt worden sind, finden sich jedoch nicht blos, wie es meistens beschrieben wird, an den Knochenwänden der Markhöhle und in den Howship'schen Lacunen — an diesen Orten kommen meistens die platt-eckigen Formen solcher Zellen, mit mehr getrennt liegenden Kernen vor —, sondern auch mitten im rothen Knochenmark findet man bei jungen Kaninchen und Meerschweinen zahlreiche grosse, hier runde oder ellipsoide Zellen (Fig. Xa), die in ihrem Innern einen Haufen von meist 4—10, gewöhnlich dichtgedrängt liegenden Kernen enthalten, so dass es oft scheint, als handle es sich um einen „maulbeerförmigen“ Kern. Da das rothe Knochenmark ja auch verstreute Fettzellen enthält und ich bei letzteren gefunden habe (30), dass sie unter dem Einfluss der Atrophie vielkernig werden können, so könnte man denken, dass hier Producte solcher Vorgänge vorlägen und dass vielleicht überhaupt alle vielkernigen Zellen des Knochenmarks solche atrophisch wuchernde, fettlos gewordene Fettzellen sein könnten. Das muss man aber durchaus in Abrede stellen. Denn in solchem Fall müsste man in den vielkernigen Knochenmarkzellen auch häufig Reste von Fetttropfen sehen, wie dies bei atrophischer Wucherung im Fettgewebe überall zu finden ist[3]); im Knochenmark finde ich es nicht und muss deshalb annehmen, dass seine vielkernigen Zellen durch Kerntheilung ohne Zelltheilung aus fettlosen Markzellen hervorgehen.

Wenn die wandständig am Knochen lagernden Riesenzellen Beziehungen zur Knochenresorption haben (KÖLLIKER), so kann dies

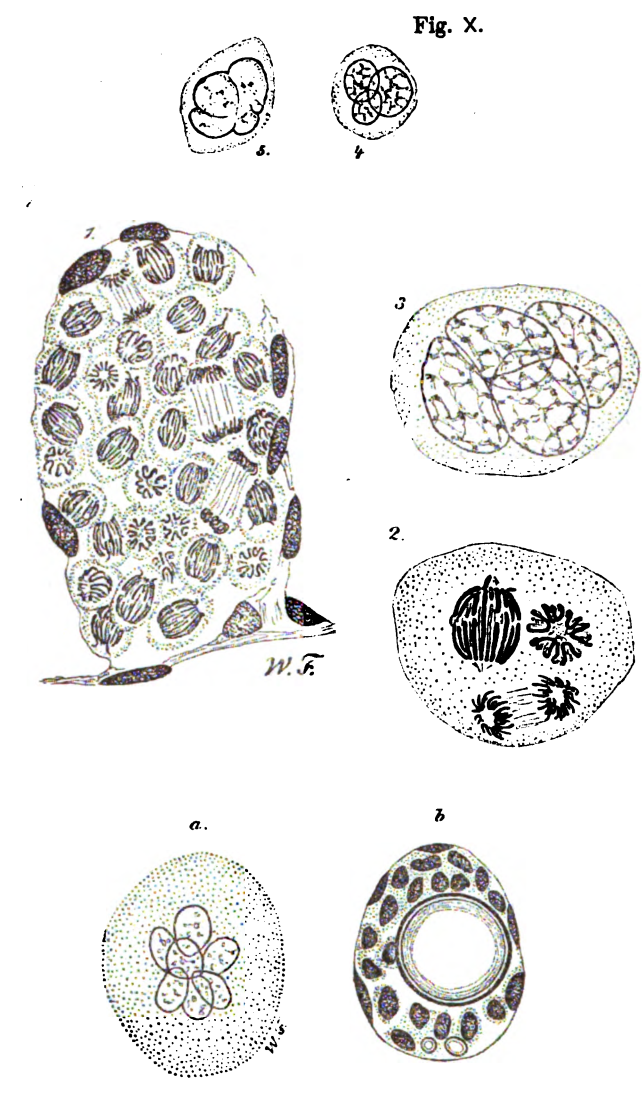
---

1) Wenn diese hier näher besprochen werden, so ist doch gleich die Vorbemerkung zu machen, dass sie auch durch directe Kerntheilung entstehen können.

2) S. ausserdem **14**, **35** und **36**, S. 189. — Bei Pflanzen sind sie erst in neuerer Zeit bekannter und mit Bezug auf Kerntheilung beachteter geworden, besonders durch die Arbeiten von SCHMITZ (**118** a ff.), TREUB (**141** a. u. A.), HEGELMAIER (**57** b), STRASBURGER (**132** a), JOHOW (**71**, **72**), SOLTWEDEL (**127**).

3) Abbildungen in **30** und VIRCHOW's Archiv, 1872, s. hier Fig. Xb.

Fig. X.



1. Eine Spermatocyste aus dem Salamanderhoden — Juli — mit platten Cystenwandkernen. Die Cyste ist gefüllt mit Zellen (Spermatocyten), die sämmtlich in Theilung sind, meist Tonnenformen (vgl. Fig. S, S. 258), einzelne vorangeeilt, Tochterfiguren.

Die Gleichzeitigkeit der Theilungsphasen in einer Cyste ist stets die Regel (vergl. **36**, S. 239—240.

In der Cyste sind die Einzelzellen jedenfalls meistens abgegrenzt. — Alkohol. Alauncarmin.

2, 3. Fälle von mehrkernigen Zellen, wie sie im Inhalt dieser Cysten äusserst zahlreich vorkommen. 2, indirecte Kerntheilung ohne erfolgte Zelltheilung; 3, das Resultat solcher Vorgänge, eine 4-kernige Zelle. Es kommen solche mit mehr als 12 Kernen vor. — Ebendaher, Juli.

4, 5. Aus dem Salamanderhoden — Ende August — wo schon volle Spermatozoenbildung vorliegt und keine, oder nur ganz einzelne Kerntheilungen mehr gefunden werden. Es finden sich auch jetzt ziemlich reichlich mehrkernige Zellen wie Fig. 4 (vergl. 3), zugleich Zellen mit eingeschnürten, maulbeerförmigen Kernen, wie 5.

2—5, Essigsäure-Gentiana. — 2 zeigt, dass bei Kerntheilung in einer mehrkernigen Zelle die Phasen nicht immer parallel gehen, doch ist dies die Regel (vergl. **36**).

Eine Tonnenform vom Pol, eine vom Aequator, und ein Tochtersternpaar.

a. Vielkernige Zelle aus dem Knochenmark eines jungen Meerschweins, Essigsäure. Die Kerne, wie im Innern des Marks gewöhnlich, bilden einen Haufen in der Mitte. (Ist nicht ein maulbeerförmiger Kern, die Contouren der Einzelkerne deutlich abzugrenzen.)

b. Fettzelle aus dem Subcutangewebe eines atrophischen Meerschweins, mit noch einem grösseren und zwei kleineren Fettresten, noch erhaltener Zellhülle und starker endogener Kernvermehrung, die aber nicht blos die Kerne betrifft, sondern auch zur Abgrenzung kleiner Zellenkörper geführt hat.

Ob in diesen letzten Fällen a und b die Kernvermehrung i n d i r e c t oder d i r e c t war, lässt sich noch nicht sagen.

für die inmitten des Marks liegenden schwerlich angenommen werden. Dennoch sind auch diese, bei den genannten Thieren wenigstens, constant und zahlreich.

Dass in vielen Knorpeln Zellen mit 2, auch 3 Kernen oft sehr reichlich unter den einkernigen vorkommen, ist bekannt. Ich schliesse dabei gleich jede Verwechselung mit solchen, noch viel häufigeren Fällen aus, wo zwei schon getheilte Zellen (mit ruhenden Kernen) in einer Knorpelkapsel so eng zusammengedrängt liegen, dass ihre Grenze nur sehr zart sichtbar ist.[1]) Aber vielfach ist der mehrkernige Zellkörper sicher ungetheilt. Wir wissen jetzt[2]), dass die Zellenvermehrung im Knorpel mit Karyokinese verläuft und dass also diese mehrkernigen Knorpelzellen nicht, wie es früher beliebt war, als Zelltheilungsprocesse aufzufassen sind; sondern als Kerntheilungsresultate in Zellen, die selbst ungetheilt geblieben sind, gedeutet werden können. Man wird also die Knorpel zu den Geweben rechnen müssen, bei denen aus unbekannten Gründen eine Neigung der Zellen zur Kernvermehrung besteht. Höchst auffallend ist dies in den Kopfknorpeln von Petromyzon marinus, in denen auch beim alten Thier constant[3]) die grosse Mehrzahl der Knorpelzellen 2—5 Kerne hat; auf ziemliche Strecken findet man darin oft keine einzige einkernige Zelle. Der Befund ist mit Hülfe von Tinction vollkommen klar und sicher.[4])

Die Leberzellen vieler Säugethiere neigen bekanntlich ebenfalls besonders zur Zwei- und Mehrkernigkeit, aber dieser Zustand scheint hier physiologischen Schwankungen unterworfen zu sein. Beim Kaninchen sind zweikernige Leberzellen ein sehr häufiger Befund. Bei mehreren Schweinslebern (erst etwa 1 St. p. m. fixirt) fand ich $1/4$—$1/3$ der Zellen zweikernig, auch viele drei- und mehrkernige. Die interessante Angabe von Asp (4a), wonach in grossen Partien der Kaninchenleber oft lauter ganz kernlose Zellen gefunden wurden, habe ich noch nicht bestätigt finden können, obschon ich bei recht vielen Kaninchenlebern darauf geachtet habe.

---

1) Schleicher (118) scheint nach dem Wortlaut seiner S. 283 angenommen zu haben, dass an seinen Objecten (Kopfknorpel von Batrachierlarven) alle anscheinend zweikernigen Zellen solche, in der That schon getheilte Doppelzellen wären. Dies lässt sich aber für den Knorpel im Allgemeinen ganz gewiss nicht durchführen, gute Linsen erlauben vollkommen sicher das reichliche Vorkommen wirklicher mehrkerniger Zellen bei Batrachiern wie auch anderswo festzustellen.

2) Schleicher (117, 118), ich (34).

3) Wenigstens finde ich es ganz übereinstimmend bei drei Thieren, von denen zwei völlig ausgewachsen waren.

4) Diese sehr grosszelligen Knorpel von Petromyzon, die ich zuerst durch F. E. Schulze kennen lernte, sind sehr schöne Demonstrationsobjecte für die concentrische Schichtung der Intercellularsubstanz um die Zellen.

Typische Fälle von Mehrkernigkeit sind selbstverständlich auch die der plurinuclearen Protisten (Infusorien u. A.). Man kann ferner als solche einrechnen die quergestreiften Muskelfasern, wofern man, wie es mir zulässig scheint, ihre unicellulare Entstehung annimmt. Bekannt ist das pathologische Vorkommen von mehrkernigen Zellen (Riesenzellen). — Uebrigens giebt es ja wenige Thiergewebe, in welchen nicht bald ausnahmsweise, bald recht häufig, mehrkernige Zellen vorkämen. Eine Anzahl solcher Fälle findet man bei VAN BENEDEN (14, S. 81) gesammelt.[1])

Bei den Leukocyten der Wirbelthiere ist (s. Abschnitt II) die Mehrkernigkeit bekanntlich fast eher Regel, als Ausnahme.

Für die Entstehung der mehrkernigen Zellen bleiben zwei Deutungen: entweder die Kerne sind durch indirecte, oder durch directe Theilung (Fragmentation, VAN BENEDEN) vermehrt worden.[2]) Letzteres hatte VAN BENEDEN (14, S. 81 ff., s. auch 35, S. 13) früher angenommen; während er die Zellvermehrung schon als auf indirecter Theilung basirend erkannte, leitete er die mehrfachen Kerne in einer Zelle von directer Kernzerschnürung ab.

Ich habe in 35 diese Frage speciell behandelt und kam damals zu dem Resultat, dass sich die mehrkernigen Zellen in Thiergeweben einstweilen hinreichend durch indirecte Kerntheilung (also Karyokinese) erklären lassen, bei welcher Zelltheilung ausgeblieben sei.

(Ich habe hierbei aber keineswegs und ebenso wenig in späteren Arbeiten das Vorkommen directer Kernzerschnürung überhaupt bestritten [3]), sondern seine Möglichkeit ausdrücklich zugelassen, und zwar noch speciell für die Leukocyten.[4]))

Zur Begründung jener Auffassung der mehrkernigen Zellen gehörte eine Prämisse — die Beobachtung, dass aus einer Zelle, deren Kern in indirecter Theilung steht, wirklich eine zweikernige Zelle werden kann. Solcher in vivo beobachtete Fall lag aber damals schon vor: ich habe 1873 beschrieben [5]), dass in einer bestimmten Zelle eines lebenden Anodontakeims Abends zwei Polarstrahlungen (wie Taf. VII hier), vorhanden waren, also auch Karyokinese vorlag (die man damals noch nicht kannte), und dass dieselbe Zelle nach einigen Stunden ungetheilt war, aber zwei Kerne hatte.

---

1) Man findet zuweilen, wie ich notirt habe (**36**, S. 191), im Bindegewebe der Salamanderlarve auffallender Weise auf ziemlich grosse Strecken fast alle Zellen zweikernig.

2) Oder endlich auf dem Wege freier Kernbildung; da diese aber noch auf ihren sicheren Nachweis wartet, ist sie hier zunächst nicht heranzuziehen.

3) Wie dies von verschiedenen Seiten irrig angegeben ist.

4) **35**, S. 22. S. z. B. **38**, S. 60, 61.

5) **31**, S. 286.

In 35 habe ich Alles aus den damaligen Kenntnissen zusammenzustellen gesucht, was die Entstehung mehrkerniger Zellen durch indirecte Theilung sonst noch stützen, die Annahme einer solchen durch directe Theilung überflüssig scheinen lassen konnte. Dabei wurde schon besonders Eines hervorgehoben (a. a. O. S. 17), was ich seitdem vielfach bestätigt gefunden habe. Wenn man Gewebe, die reichliche indirecte Zelltheilungen enthalten, absterben lässt (z. B. Amphibienepithelien), so findet man nach einiger Zeit (bei Amphibien mehrere Stunden) darin keine oder nur ganz einzelne Theilungsfiguren, dagegen viel zahlreichere zweikernige Zellen, als sie im lebenskräftigen Gewebe vorkommen. Dies lässt sich kaum anders erklären als so, dass bei der abnehmenden Lebensenergie die begonnenen Theilungen in solchen Zellen es nicht zur Zelltheilung, nur zur Kerntheilung gebracht haben.

Ein weiterer Beweis ist seitdem hinzugefügt durch meine Befunde im Spermakeimepithel von Salamandra (36). Dass bei der Vermehrung dieses Epithels behufs der Spermatogenese indirecte Zelltheilung überhaupt vorkommt, war durch SPENGEL (128) bereits bekannt, es fragte sich aber, ob dies dort nicht ein nebensächlicher Theilungsmodus sei, weil von anderen Seiten, auf Grund von geschnürten Kernformen wie Fig. X 5, hier directe (maulbeerförmige) Kernzerschnürung als der Vermehrungsweg betrachtet war. Ich fand damals aber die indirecte Theilung (s. Fig. X 1, Fig. S, S. 258.) zur Zeit der Samenreife in solcher Massenhaftigkeit, dass irgend ein Grund, hier daneben noch auf directe Theilung zu recurriren, sich nicht absehen lässt.

Das Gleiche wurde dann alsbald von E. KLEIN [1]) (75 a b) und später von W. KRAUSE (81) auch im Säugethierhoden gefunden. Allerdings sind hier die Kerntheilungsfiguren, wie es auch die Abbildungen beider Forscher zeigen und ich seitdem selbst constatirt habe, nur recht unvollkommen in der Form conservirbar, aber doch in hinreichendem Grade, um die Sache selbst festzustellen.

NUSSBAUM hält in seiner letzten Arbeit (99, s. S. 340 ff.) — wenn ich das dort Gesagte richtig auffasse — daran fest, dass jene maulbeerförmige directe Kerntheilung bei der Spermatogenese mitspiele neben der indirecten, deren Vorkommen hierselbst nach den erwähnten Arbeiten nicht mehr zu bezweifeln ist. Einen Beweis für solche Concurrenz der directen Theilung sehe ich noch nicht, auch

1) 1880, nicht 1879, wie KRAUSE citirte. KLEIN's Aufsätze vom letzteren Jahr enthalten nichts über Theilungen im Hoden. Seine Arbeiten über den letzteren waren unabhängig von den meinigen, sind aber später (75 a b) publicirt und er bezieht sich darin bereits auf meine, April 1880 veröffentlichte Arbeit über den Salamanderhoden.

nicht in NUSSBAUM's Arbeit. Ich stimme ihm (S. 340) ganz darin bei, dass eingeschnürte Kernformen und mehrkernige Leukocyten nicht in der Art, wie HENLE (60) es vertritt, blosse Säureproducte sind, sondern Natur, und gebe dafür unten einen speciellen Beleg. Aber es fehlt noch ein Nachweis durch unzweideutige Beobachtung dafür, dass ein einfach geschnürter oder maulbeerförmiger Kern im Hoden oder Eierstock sich durch Einschnürung in zwei oder mehr Kerne zerlegen kann, unter gleichzeitiger oder nachfolgender Theilung der betreffenden Zelle. Ich gebe vollkommen zu, dass dies der Fall sein kann, mit Hinblick auf die Befunde an Leukocyten und Pflanzen, die unten (Cap. 21) noch anzuführen sind. Ob dies aber in den Reproductionsorganen wirklich mitspielt, scheint mir noch nicht entschieden.

v. LA VALETTE ST. GEORGE und NUSSBAUM stützten die Ansicht, dass die maulbeerförmige Kerntheilung im Hoden mitspiele, auf das reichliche Vorkommen von derartigen geschnürten Kernformen wie Fig. X 5. Ich habe neuerdings bei Salamandra, wo die Grösse der Kerne für solche Untersuchung besondere Gunst giebt, näher geprüft, ob im Anfang der Reproductionsperiode im Hoden (Juni, Juli), wo eben die massenhaften Zelltheilungen im Epithel der Kanäle vor sich gehen, auch besonderer Reichthum an solchen geschnürten, maulbeerförmigen Kernen herrscht. Das Resultat war ein durchweg negatives. Ich finde um diese Zeit fast nur einkernige und mehrkernige Zellen (entsprechend den Figuren S 1, X 3, 4) und solche, die in Theilung sind (ebenda, und Fig. 74). Es ist zuzugeben, dass nicht bei allen mehrkernig erscheinenden Zellen die Diagnose, ob die Kerne wirklich getrennt sind, ganz so sicher ist, wie z. B. bei Fig. X 3 und 4, aber ich finde um jene Zeit fast niemals so ganz unzweideutige Fälle von bloss eingeschnürten Kernen, wie man sie z. B. im Ovarium von Amphibienlarven (Fig. Q, Siredon) so leicht antrifft. — Dagegen in der Zeit, wo die Zelltheilungen abgelaufen sind und die Bildung der Spermatozoen beginnt, in Drüsen, in welchen letztere florirt und meist keine einzige kinetische Theilung mehr zu finden ist, trifft man ziemlich zahlreiche Kerne von dem Habitus der Fig. X 5: deutliche Einschnürungsformen, ganz der sogenannten maulbeerförmigen Kerntheilung der Autoren entsprechend. Mit diesem Befund habe ich mich also W. KRAUSE anzuschliessen, welcher (81) die letztgenannten Formen an das Ende der Samenkörperentwicklung verlegt, und muss es schon hiernach für nicht gerade wahrscheinlich halten, dass bei der vorgängigen Zellenvermehrung in diesem Epithel die indirecte Kerntheilung eine Rolle spielt. Wenn ich mich darin auch bis jetzt nur auf ein einziges Thier beziehe, so ist es doch eins, bei wel-

chem die Ermittlung dieser Verhältnisse ganz besonders leicht und sicher fällt.

Die erwähnten maulbeerförmigen oder geschnürten Kernformen (Fig. X 5), die also nach der Periode der Zellvermehrung frequent sind, zeigen den Unterschied gegenüber den Kernen der mehrkernigen Zellen (welche man auch dann noch recht reichlich findet), dass sie blassere und dünnere Strangstructuren führen, als die letzteren: diese sind darin den ruhenden Hodenkernen (Fig. S 1) ganz ähnlich.

Wenn ich aber hiernach keinen Anlass zu der Annahme sehe, dass die directe Kerntheilung bei der periodischen, spermatogenetischen Kernvermehrung im geschlechtsreifen Thier mit concurrirt, so wird damit noch durchaus kein Einspruch dagegen erhoben, dass sie dies im embryonalen und jugendlichen Wachsthum bei der ersten Follikel- und Spermatogenienanlage thun kann.

Um wieder anzuknüpfen, wir haben also hier im Hodenepithel einen Fall, wo zu bestimmter Zeit massenhafte Zellvermehrung mit indirecter Kerntheilung vorkommt, wo hiermit das reichliche Vorkommen mehrkerniger Zellen coincidirt, und wo sich auch in letzteren reichlich indirecte Kerntheilungen finden. Darin liegt selbstverständlich ein weiterer Beweis dafür, dass mehrkernige Zellen auf dem Wege der letzteren entstehen können.

Das Gleiche ist jetzt auch bei Pflanzen gezeigt worden, wofür besonders auf die Arbeiten von Schmitz über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen (besprochen bei Strasburger 133 a) zu verweisen ist; wo jedoch daneben auch directe Kerntheilung vorkommt.

Diese Nachweise geben aber natürlich noch keine Sicherheit dafür, dass auch in allen den vorher erwähnten Fällen von Mehrkernigkeit die Kerne auf karyokinetischem Weg entstanden sein müssen. Annehmbar ist dies bis jetzt nur für solche Fälle, wo wirklich das hinreichende Vorkommen von indirecten Theilungen constatirt ist. Dies liegt vor im Knorpel; bei den animalen Muskelfasern bis jetzt nur im jugendlichen Wachsthum, noch nicht für den erwachsenen Zustand; ferner bei Protisten. In der erwachsenen Säugethier- und Amphibienleber sind von Pfitzner (107) Theilungsfiguren gefunden. Es muss aber noch fraglich genannt werden, ob hier und in vielen anderen erwähnten Geweben die indirecte Theilung allein oder überhaupt für die Mehrkernigkeit ins Spiel kommt, da die Betheiligung der directen — wie im Folgenden zu besprechen — hierbei nicht auszuschliessen ist.

Der Habitus der indirecten Kerntheilung in einer mehrkernigen Zelle bei Thieren scheint, nach dem jetzigen Wissen, nicht von dem abzuweichen, der bei gleichzeitiger Zelltheilung befolgt wird.

Bütschli hat bei Infusorien entdeckt[1]), dass bei gewöhnlicher Theilung, sowie bei Conjugation der Infusorien die primären Nuclei stets auf dem gleichen Stadium der Entwicklung, sowie der Theilung stehen; er hat die gleiche Erscheinung auch an mehrkernigen Spermatozoenkeimzellen von Blatta germanica gefunden (a. a. O.) und daraus geschlossen, „dass die nächste Ursache für die Kerntheilung in dem umgebenden Protoplasma gesucht werden müsse." Den gleichen Befund haben denn Treub (141a) bei Pflanzen und ich (36) bei Wirbelthieren gemacht und ich habe den gleichen Schluss daraus gezogen, der aber, so wie ich ihn fasse, nicht eine directe Wirkung der Zellsubstanz auf den Kern etwa in Form von Hineinwachsen zu bedeuten braucht.

Der Satz, den ich vor 3 Jahren schrieb: „es besteht kein Recht zu dem Glauben, dass die vielkernigen Zellen durch einen anderen Modus der Kernvermehrung entständen oder ihre Kerne anders vermehrten, als durch indirecte Kerntheilung (36, S. 192)", war damals berechtigt, abgesehen von den Leukocyten, für die ich aber selbst von jeher eine Ausnahme constatirt habe. Jetzt kann jener Satz nach den Befunden von Schmitz und Johow bei Pflanzen (s. u.) nicht mehr allgemein gelten, wenn auch immerhin für die meisten Fälle.

Wenn ich also auch die mehrkernigen Zellen hier abgehandelt habe, so muss doch dafür, dass sie auch durch directe Kerntheilung entstehen können, auf Cap. 21 verwiesen werden.

VII.

Rückblick auf die jetzt vorliegenden Ergebnisse über indirecte Theilung und auf die wichtigeren noch offenen Fragen.

Die Definition der indirecten Theilung, die auf S. 194—196 gegeben ist, darf hier vorangestellt werden, und ich bitte sie als Basis des Nachfolgenden zu nehmen.[2]) —

Diese Definition wurde absichtlich in einem sehr weiten Rahmen gehalten. Zu ihrer näheren Erläuterung und Vervollständigung verfahre ich kurz so, dass zunächst die Punkte aufgeführt werden, welche sonst noch allgemein wichtig und dabei sicher scheinen, sodann diejenigen, in denen Differenzen mit Meinungen anderer Forscher bestehen.

Hinzuzufügen ist:

---

1) (**23**, S. 206). Ich habe bei Mittheilung des entsprechenden Befundes von Wirbelthierzellen diese Angabe von Bütschli leider übersehen (**36**, S. 190 und **38**, S. 79).

2) Berichtigung: S. 195 Zeile 2 lies: Theilungspole statt Theilungsaxe.

1. als ein Befund, der sich bis jetzt noch an allen näher bekannten Objecten bestätigt gezeigt hat, dass, wo überhaupt Zelltheilung und indirecte Kerntheilung gleichzeitig und im Verband mit einander verlaufen[1], die Theilung des Zellkörpers regulär während der Knäuelphase der Tochterkerne verläuft, frühestens in deren Sternform ansetzt, spätestens doch noch vor ihrer Rückkehr zur Ruheform geschieht, so dass sich sagen lässt: die Theilung der Zelle fällt hier (d. h. bei der gewöhnlichen Zelltheilung mit Karyokinese) noch in den Bereich der letzteren (vergl. S. 243).

Man kann also nicht wörtlich exact sagen, dass „die Zelltheilung der Kerntheilung folge".[2]) Wenn die letztere wirklich vollendet ist und zur Bildung zweier Kerne von Ruheform geführt hat, und wenn dabei bis dahin keine Theilung des Zellkörpers erfolgte, so erhalten wir eine zweikernige Zelle. Dass eine solche sich dann nachträglich in ihrer Zellsubstanz noch theilen könnte ohne weitere Veränderung der Kerne und so, dass jeder Theil einen dieser Kerne erhält, davon ist bis jetzt kein ganz sicherer Fall bekannt.[3]) — Und ferner folgt ja bei Sprossungsvorgängen (Rhizopoden, Infusorien, S. 328) die Kernmetamorphose erst, wenn die Abgliederung des Zellkörpers schon lange begonnen hat, obwohl allerdings die Theilung des Kerns der der Zelle entweder vorhergeht (Euglypha), oder mit ihr coincidirt. —

2. Die von Balbiani und Pfitzner entdeckte Körnelung der chromatischen Fäden (vergl. S. 132 und 204 ff, Taf. VIII, Fig. IX) erscheint als ein Verhalten, das zwar noch unerklärt und in sich für den Kerntheilungprocess noch keine Erklärung bietend, doch jedenfalls unter den allgemeinen Erscheinungen als wichtig verzeichnet werden muss; um so mehr, da dasselbe jetzt auch von Strasburger bei Pflanzen constatirt ist.

Wahrscheinlich (s. S. 132 ff) ist das Chromatin auch im ruhenden Kerngerüst in Gestalt von Körnchen vertheilt. Da, wie schon Pfitzner bemerkt hat, die Körnungen (oder Querabschnitte) der Fäden in den lockeren Knäuel- und Sternformen (z. B. Fig. M, N, 41) erheblich gröber erscheinen, als im ruhenden Kern und wiederum in den Tochterknäueln (Fig. K, 3), so ist dann also entweder anzunehmen, dass die einzelnen Körner sich während der Kernfigurbildung ver-

1) Die Fälle von Sprossung (s. o. S. 328—330) sind also hierbei natürlich ausgenommen.

2) Wie dies lange angenommen und noch kürzlich für sicher gehalten ist (134, S. 13).

3) Abgesehen von der „freien Zellbildung" bei Pflanzen, wo aber die Abgrenzung der Zellterritorien viel später als die Kerntheilung geschieht.

grössern und mit deren Rückbildung wieder verkleinern, oder dass sie sich während derselben zu Gruppen vereinigen und in den Tochterfäden wieder trennen.

Das erstere, — womit also eine Zunahme des Chromatins vor und während der Theilung bedingt wäre [1]), ist wohl möglich, denn schätzungsweise lässt sich die färbbare Masse der Kernfigur in den Knäuel- und Sternformen, und weiter die Summe derselben in den Tochterfiguren etwas grösser finden, als in den ruhenden Kernen.

3. Die Längsspaltung und successive Längstrennung der chromatischen Fäden (S. 215 ff) als ein Process, der zur Verdoppelung der Schleifenzahl für die Tochterkerne führt, ist für Amphibienzellen sicher und für Wirbelthierzellen überhaupt wahrscheinlich. Wenn sie daher auch bei anderen Thierformen noch nicht gefunden ist und obschon sie bei Pflanzenzellen, wo ich sie bisher nur an einzelnen Objecten sehen konnte, von Strasburger (als zur Längstrennung führend) bestritten wird, so muss ich ihr hier doch unter den allgemeinen Charakteren einen Platz geben.

4. Das Schema der umgekehrten Repetition der Formen, das auf S. 195 steht, habe ich dort [2]) noch mit der Clausel hingestellt (S. 196), dass seine Allgemeingültigkeit nicht erwiesen ist. Jetzt ist durch die citirte Arbeit bewährt [3]), dass es sich auch auf einen grossen Theil des Pflanzenreichs erstreckt. — Trotzdem lässt sich nicht behaupten, dass es allgemeine Geltung für alle Fälle indirecter Kerntheilung hat (d. h. solche, die mit typischer Kernmetamorphose verlaufen); man kann dies höchstens wahrscheinlich finden.

Die wesentlichen Verhältnisse, über welche noch differirende Ansichten vorliegen, sind folgende:

1. die Entstehung der achromatischen Spindelfigur, die Strasburger aus in den Kern dringender Zellsubstanz ableitet (nur unter Vermischung mit Kernsaft), während ich sie ihrer Anlage nach im Kern auftretend finde, und daher ihre Veranlagung aus achromatischer Kernsubstanz vertrete. [4]) Dieser Gegensatz ist aber nicht mehr so scharf, als er früher erschien.

Denn ein eigentliches actives Hineinwachsen von Fasern aus der Zellsubstanz von den Polseiten her in den Kern scheint Strasburger (133 a) doch jetzt nicht mehr, oder doch nicht allgemein anzunehmen. Bei Fritillaria lässt er offenbar Zellsubstanz von ringsher in den

---

1) Hierin glaube ich mit Pfitzner's Anschauungen **108**, S. 304 ff. zu harmoniren.

2) Vor dem Erscheinen von Strasburger's Abhandlung **133a**.

3) Vergl. hier S. 302 ff. und

4) Vergl. S. 194. Die Belege siehe auf S. 220 ff. und S. 318—324.

Kernraum einwandern und in dieser, nach Vermischung mit Kernsaft, die Spindelfasern entstehen.

Ich meinerseits habe keinen principiellen Widerspruch dagegen, dass Substanz der zerlegten Kernmembran und auch äussere Zellsubstanz selbst mit in die Spindelfigur hineinbezogen werden kann, und auch dagegen nicht, dass dies bei manchen Objecten, wie etwa die erwähnten pflanzlichen, in so grossem Maass geschehen mag, dass der Hauptantheil auf diese Seite fällt. Worauf es mir ankommt, ist wesentlich nur dies: ich fasse das Entstehen der Spindel als einen Ausdruck polarer richtender Kräfte, sei es nun, dass sie zum Pol, oder vom Pol wirken mögen. Diesen Kräften zufolge treten im Kernraum die Spindelfasern, so wie im Zellkörper die Strahlen in Erscheinung, beide radiär zu den Polen geordnet.[1]) Ob nun die Masse, in welcher die Spindelfasern so differenzirt werden, rein aus achromatischer geformter Substanz des Kerns besteht, oder aus einem Gemisch von solcher mit eingedrungener Zellsubstanz, scheint mir für die Erforschung des Kräftespiels zunächst noch von keinem grossen Belang.

Die Differenz, um die es sich noch wesentlich handelt, ist also eine mehr theoretische als morphologische. STRASBURGER sucht in den Spindelfasern, die nach ihm eingedrungene Zellsubstanz sind, den Anregungsfactor und das bestimmende Moment für die Theilung der chromatischen Figur, und auch schon für ihre monocentrische und äquatoriale Anordnung (seine Kernplatte, meine Sternform). — Ich kann mich dem nicht anschliessen, nicht nur, weil bei den von mir geprüften Objecten eine Betheiligung von Zellsubstanz an der Spindel gar nicht angenommen werden braucht[2]), sondern auch, weil ich bei Spirogyra sehe, dass das Fadenbündel im Kern angelegt ist, schon wenn die Kernmembran noch vorhanden ist[3]) und noch nichts für eine Immigration von Zellsubstanz spricht. Ich kann in der Voraussetzung eines Einflusses des Cytoplasma, welcher an sich selbst doch erst zu erklären wäre, einstweilen keine Erklärung sehen für die Form- und Lageveränderungen der chromatischen Fäden; um so weniger, als ja die ersten dieser Veränderungen — Knäuelbildung und Segmentirung — sichtlich zu einer Zeit auftreten, wo von einer Einwanderung von Zellsubstanz noch nicht die Rede sein kann.

Was meine eigene Anschauung über die Entstehung der achro-

---

1) In besonderen Fällen wie Spirogyra, wo die Polstellen flächenhafte Ausdehnung haben, stehen die Spindelfasern dem entsprechend nicht radiär, sondern parallel.

2) S. 220 ff.; s. dort die Gründe, die sich gegen ein Hineindringen von Zellsubstanz geltend machen.

3) S. 321—323.

matischen Figur bei Salamandra betrifft, so geht sie dahin [1]), dass dort allem Anschein nach die Figur im Kern angelegt wird, in der Art, dass achromatisches Substrat aus dem Kerngerüst ausgeschieden wird, während sich das letztere zum chromatischen Knäuel umbildet [2]), und dass diese Substanz, unter dem Einfluss polar-richtender Kräfte, zu der Fädenspindel angeordnet wird. — Wenn nun, bei anderen Objecten und in geringerem Maass vielleicht auch bei Salamandra, ausserdem nach der Zerlegung der Kernmembran noch Zellsubstanz in den Kern eindringen, sich mit jenen achromatischen Massen des Kerns durchmengen und so in die Bildung der Spindel hineinbezogen werden sollte, so würde das an jener meiner Auffassung nichts Wesentliches ändern. Wir wissen weder wirklich — das heisst doch chemisch und physikalisch — was die Fäden der Zellsubstanz, noch was die achromatischen Spindelfäden der Kernfiguren sind. Denn Protoplasma, Cytoplasma, Kernplasma sind doch nur Ausdrücke für Dinge, die man in jener Hinsicht noch kennen zu lernen hat. Es kann sein, dass Cytoplasma und (achromatisches) Karyoplasma [3]) der Substanz nach gleich, oder sehr ähnlich beschaffen sein mögen. Die Beobachtung STRASBURGER's [4]), nach der die neu hinzutretenden, aus der Zellsubstanz stammenden Verbindungsfäden in Pflanzenzellen sich in Aussehen und Reaction nicht von den urspünglichen Spindelfäden unterscheiden, könnte solche Aehnlichkeit oder Gleichheit stützen, doch müssten wohl erst noch verschiedene Reactionen geprüft sein und das Gleiche ergeben haben. [5])

ZACHARIAS (153a) hat kürzlich nach Untersuchungen an Pollenmutterzellen, im Gegensatz zu STRASBURGER, die Spindelfasern aus dem Kern abgeleitet, wie dies meiner Auffassung entspricht.

2. Von ZALEWSKI (154) und SOLTWEDEL (127) sind die Spindelfasern als Röhren betrachtet worden, was ich, in Uebereinstimmung mit STRASBURGER, nicht anerkennen kann.

3. Ein weiterer noch nicht vereinbarter Punkt ist, dass STRASBURGER zwei zeitlich verschiedene Segmentationen der chromatischen Kernfäden annimmt: durch die erste werde der Knäuel primär in gleichlange Stücke zerlegt, durch die zweite jedes Stück wieder in

---

1) Näheres s. S. 226 ff.

2) Der aber dabei natürlich noch Reste achromatischer Substanz in sich zurückbehalten kann, in die die Chromatinkörnchen eingelassen sind.

3) Also was STRASBURGER „Nucleo-Hyaloplasma“ nennt.

4) 132a, S. 341.

5) Ich erinnere daran, dass die Chrom-Osmiumbehandlung (s. hier Fig. 41, S. 228) die Spindel in der That anders reagiren lässt, als die Polradien in der Zellsubstanz, während bei anderen Behandlungen beide Dinge fast gleichartig aussehen können.



seiner Mitte getheilt, und zwar sei jede der letzteren Theilhälften für je einen Tochterkern bestimmt (vgl. Schema Taf. VIII, Fig. VIII). — Ich finde dagegen bei Thierzellen nicht, dass sich die Segmentation in zwei bestimmte Abschnitte gliedern lässt, und finde, dass hier die Verdoppelung der Schleifenzahl, die in den Tochterfiguren gegenüber der Muttersternfigur vorliegt (vergl. Taf. VIII, Fig. Ie mit Il), hier nicht durch eine Quersegmentirung im Sinne Strasburger's, sondern durch Längsspaltung erfolgt (Fig. I e—k). Näheres hierüber siehe S. 274—278.

4. Ueber die Längsspaltung und Längstrennung der chromatischen Schleifen, welche von Strasburger noch bezweifelt wird, s. S. 215 und 234. Diese Erscheinung steht bei Thierzellen sicher.

5. Was endlich die Art der Umordnung der Schleifen aus der Mutterform zu den Tochterfiguren betrifft, welche Strasburger jetzt vertritt und welche hier Taf. VIII, Fig. Ih, i, Fig. VII f—h und Fig. VIII d—i schematisch dargestellt ist — (Näheres s. S. 279 u. 306) — so habe ich hiergegen keine Einwände, möchte aber das Verhalten bei Thierzellen zunächst noch näher prüfen. Im Falle sich Strasburger's Ansicht hierin bestätigt, würde dieser Punkt jedoch keine Aenderung der hier gegebenen Definition (S. 194) bedingen, sondern einen sehr erfreulichen neuen Zusatz dazu ausmachen.

EINUNDZWANZIGSTES CAPITEL.

Directe Zell- und Kerntheilung.

I. *Directe Zelltheilung.*

Ich verstehe hierunter die Theilung einer Zelle nach vorgängiger, oder mit gleichzeitiger Theilung des Kerns, bei welcher der letztere keine innere Metamorphose im Sinne der karyokinetischen Theilung erleidet. — Ein solcher Modus ist vor der Entdeckung der letzteren bekanntlich lange als allgemeiner und einziger angenommen worden.[1])

Bis jetzt sind es nur wenige Zellenformen, bei denen eine Theilung solcher Art mit Grund angenommen werden kann.[2])

---

1) D. h. in dem Sinne des Remak'schen Schema's: Zweitheilung des Nucleolus, darauf Zweitheilung des Kerns, darauf Zweitheilung der Zelle.

2) Ich hebe hervor, dass sich dies nur auf directe Theilung der ganzen Zelle bezieht. Directe Kerntheilung ist in vielen Fällen annehmbar, s. unten.

Der erste betrifft die Leukocyten, oder vielleicht überhaupt amoeboide Zellen, für deren Theilungen ich in früheren Arbeiten (34, 35, 36, u. a.) stets an der Möglichkeit einer solchen Zelltheilung, wie auch an der einer directen Kerntheilung festgehalten habe. Auch wurde in 35, S. 8 bereits der folgende Befund von Ranvier dafür citirt.

Ranvier (110b, p. 161) hat, so viel mir bekannt, als der Erste als positiv beobachtet beschrieben, dass amoeboide Lymphzellen von Siredon pisciformis sich auf dem Objectglas bei 16—18° C. theilen, in der Art, dass zunächst eine Theilung des Kerns erfolgt (von einer Metamorphose desselben ist nichts erwähnt, nach der Beschreibung handelt es sich um directe Kernzerschnürung, wie auch ich [s. u.] sie annehmen muss), dann die Zelle sich einschnürt und allmählich theilt, indem je ein Kern in einem Theilstück liegt und, wie Ranvier sagt, „die Bewegungen einer distincten Portion der Protoplasmamasse zu dirigiren scheint.“ In einem Fall dauerte die Theilung 3 Stunden. An der Sicherheit dieser Beobachtung kann kein Zweifel aufkommen, da Ranvier noch besonders das Object empfiehlt, um sich „des renseignements très-exacts sur la constitution des noyaux et leur rôle dans la vie cellulaire“ zu verschaffen. Nucleolen (resp. Kerngerüsttheile) werden in den Kernen speciell erwähnt, sie sind bei Leukocyten ja relativ deutlich; wenn bei den Theilungen karyokinetische Figuren vorgelegen hätten, so würden sie einem Beobachter wie Ranvier sicher aufgefallen sein. Ich nehme also ohne Weiteres an, dass es sich hier um directe Kerntheilung und nachfolgende directe Zelltheilung handelt, obwohl ich selbst bei Amphibien-Leukocyten noch keinen solchen Fall habe beobachten können.

Es ist hier der Ort, eine schon etwas frühere [1]) Beobachtung von F. E. Schulze (123, S. 592) bei Amoeba polypodia anzuführen, die auch wegen der Rapidität ihres Verlaufes interessant ist. Schulze sah das relativ grosse, den Kern fast ganz einnehmende glänzende Kernkörperchen sich in die Länge strecken, sich in der Mitte einschnüren, theilen und die Hälften auseinanderrücken, wobei sie kurze Zeit durch eine dünne Brücke verbunden blieben, dies Alles in $1^1/_2$ Minuten; darauf eine schon jetzt entstandene seichte Einschnürung des Zellkörpers, quer gegen die Theilungsaxe des Kernkörperchens, sich vertiefen und allmählich die Amöbe in zwei Hälften trennen. Der letztere Process brauchte etwa $8^1/_2$ Min.

Möglich scheint es mir, dass dieser Vorgang, der durchaus wie eine reinste directe Theilung im Remak'schen Sinne aussieht, doch

1) Zuerst mitgetheilt in 32, nach brieflicher Angabe.

vielleicht für eine indirecte Theilung reclamirt werden könnte; Schulze war nämlich nicht ganz entschieden, ob der als Kernkörperchen bezeichnete Körper nicht vielleicht dem ganzen Kern entspricht (S. 593). Wenn dies der Fall, so könnte eine kinetische Metamorphose hier am lebenden Object vielleicht unsichtbar geblieben sein.

Sonstige Befunde, die für eine Zelltheilung mit directer Kerntheilung zu sprechen scheinen, kann man noch nicht sicher dafür verwerthbar nennen. —

Dahin gehören erstens die Zellen mit eingeschnürten und maulbeerförmigen Kernen, die von v. la Valette St. George und Nussbaum aus dem Hoden, von Denselben und Anderen aus embryonalen und jugendlichen Ovarien (hier Fig. Q) beschrieben sind. Beides hat oben (S. 335 ff.) schon Besprechung gefunden; die Möglichkeit, dass dies directe Kernzerschnürungen sind, die von Zelltheilung gefolgt werden, ist nicht zu widerlegen, der Beweis aber meines Erachtens bis jetzt nicht zu geben (s. an den cit. Stellen). Es kommen in solchen jugendlichen Ovarien zweikernige Eizellen, und ferner Follikel mit zwei getrennten Eizellen wirklich vor. Aber ich finde sie nach dem, was ich gesehen habe, lange nicht so zahlreich wie die Eier mit geschnürten Kernformen, dagegen ungefähr gleich zahlreich, wie die karyokinetischen Theilungen in den betreffenden Ovarien (Fig. Q). Sie könnten also auch aus letzteren resultiren.

Die Follikelbildung im embryonalen Ovarium und die Ausbildung der Spermatogonien zu Cysten im Hoden wird von v. la Valette St. George (143 b, 4) und Nussbaum (98 a, s. S. 10) in der Weise aufgefasst, dass nach maulbeerförmiger Kerntheilung einer der Theilkerne sich vergrössert und zum Eizellenkern oder zum Samenmutterzellenkern wird, die übrigen, kleiner bleibend, an die Peripherie rücken und die Kerne des Follikelepithels, resp. der Follikelhaut bilden. Das Protoplasma folge mit seiner Theilung oder Abgrenzung in getrennte Zellen erst später nach. Dass die von beiden Forschern gefundenen Bilder sehr zu einer solchen Deutung auffordern können, ist unbestreitbar; aber auch, dass der Verlauf solcher Vorgänge intra vitam noch nicht verfolgt ist, kaum verfolgbar scheint und dass eine andere Deutung also noch nicht ausgeschlossen ist.

Wie in meinen früheren Arbeiten und hier, Abschnitt II, S. 96, 97, mehrfach erwähnt, habe ich mir sehr oft die Mühe genommen, eingeschnürte Kernformen im Bindegewebe, wie etwa Fig. C, S. 96, 1, oder lappige Epithelkerne, wie Fig. 19, Taf. II b, an lebenden Larven lange Zeit zu beobachten, ob sie sich durchschnüren würden; niemals habe ich das gesehen, also nicht einmal eine directe Kernthei-

lung war in diesen Geweben zu sehen, geschweige denn eine darauf folgende Zelltheilung.

In den letzten Jahren habe ich ein Object genauer studirt, das bis jetzt noch am meisten von allen, die ich kenne, für Beides zu sprechen scheint. Dies sind die eigenthümlichen dunklen (frisch stärker lichtbrechenden), einzelnen oder in kleinen Gruppen gelegenen Zellen im Epithel der Amphibienharnblase, die in 28a, Lit.-Verz. II, S. 715 erwähnt wurden. Häufig findet man in ihnen (sicherzustellen am besten an Reagentienpräparaten, Chromsäure oder Chrom-Osmium, mit oder ohne Färbung) Kerne, die von einer tiefen scharfen Furche etwa halbirt werden. Dies kommt ja auch sonst vor und würde gar nichts beweisen. Man findet aber ferner recht zahlreiche solche Zellen mit zwei Kernen, darunter solche, wo diese Kerne erheblich kleiner sind, als bei einkernigen; und man findet ferner, wie gesagt, diese dunklen Epithelzellen entweder einzeln, oder meist in kleinen Gruppen von 2—4 zusammenliegend. Man kann von dem Allem den Eindruck erhalten, dass es sich hier um eine directe Kerntheilung mit nachfolgender directer Zelltheilung handelt. Aber sicher ist dies nicht. Denn es giebt, wie beschrieben (34), im Epithel der Blase ja auch indirecte Theilungen. Nun werden aber — für diesen Fall kann man sagen, unglücklicher Weise — die in indirecter Theilung stehenden Zellen ja in ihrer Zellsubstanz stärker lichtbrechend und bei Reagentienwirkung dunkler (Fig. 23, Taf. IIa, S. 206, 3). Wenn man also eine solche dunkle Zelle mit einer Kerntheilungsfigur findet, so kann man nicht sagen, ob sie zu jenen fraglichen gehört oder nicht. Theilungsfiguren finden sich manchmal auch in dunklen Zellen, die mit einer bei 3 anderen gruppenweise zusammenliegen. Man sieht, es könnte also doch sein, dass die Vermehrung auch jener dunklen Zellen zu Gruppen, und so auch die Vermehrung der Kerne auf dem Weg indirecter Theilung geschieht, und dass die anscheinenden Kernspaltungen doch nur vorübergehende Einfaltungen sind.

In einem Aufsatz von Schenck (116), der während der Abfassung dieses Buchs zu meiner Kenntniss kommt, ist eine Art der Vermehrung der Zellen an der Innenfläche der Membran beschrieben, die das Ei von Periplaneta umgiebt; wenn man Schenk's Darstellung ganz folgt, würde sie als eine Fragmentation des Kerns in zwei Theile, mit nachfolgender Theilung des Zellkörpers, aufzufassen sein. Es wird dies jedoch von Schenck nur aus Bildern von Härtungspräparaten (essigsaures Uran) geschlossen, an welchen stark gelappte und einseitig tief eingebuchtete Kerne, und andererseits Zusammenhänge von je zwei benachbarten Zellen zu sehen sind. Schenck nimmt an, dass die den Kern zunächst umgebende Protoplasmaschicht der Zelle, nebst dem Kern selbst, bei dessen Theilung mitwirke; er scheint dies nach

S. 100 so aufzufassen, als ob das Protoplasma an der Stelle, wo sich die Einschnürung des Kerns zeigt, in die Bucht desselben eingedrungen wäre, und spricht aus, dass „sowohl das Protoplasma als der Kern selbst bei der Kerntheilung thätig zu sein scheinen.“ Aber es wird dabei nicht aufgeklärt, ob es sich hier um eine Fragmentation des Kerns oder vielleicht doch um eine Theilung mit vorgängiger Karyokinese handelt. SCHENCK berichtet zwar nichts über kinetische Figuren und berücksichtigt den Unterschied zwischen Karyokinese und Fragmentation überhaupt nicht, doch scheint mir sein Wortlaut auf S. 100 [1]), wenn ich ihn richtig fasse, darauf hinzudeuten, dass er in seinem Fall eine Uebereinstimmung mit der gewöhnlichen indirecten Kerntheilung für möglich hält. Das wäre sie in der That, wenn man annähme, dass in den von SCHENCK untersuchten Eiketten gerade keine Theilungsschübe unter den betreffenden Zellen vorgelegen haben, oder dass das von ihm gebrauchte essigsaure Uranoxyd an Insecteneiern die Theilungsfiguren nicht deutlich fixirt.

Die Fälle von Pflanzen, sowie die von v. BENEDEN und EBERTH, die alsbald zu erwähnen sind, betreffen alle nur directe Theilung von Kernen, nicht gleichzeitige oder nachfolgende der ganzen Zelle.

Die Summe aus dem hier Besprochenen ist also, dass man eine directe Zelltheilung, nach der im Eingang des Capitels gestellten Definition, bei fixen Gewebszellen noch nicht sicher gesehen hat, dass sie aber bei amoeboiden Zellen gesehen worden ist. Nach dieser Analogie erscheint sie auch bei ersteren vollkommen möglich, ist hier aber nicht zu behaupten.

II. *Directe Kerntheilung.* [2])

(Fragmentation du noyau, VAN BENEDEN, 14).

Darunter verstehe ich: Kernzertheilung durch Einschnürung, welche zur Bildung von zwei bis mehr Kernen in einer Zelle führt

1) „Es ist demnach eine active Theilung des Kerns nicht ausgeschlossen, worin ich mich gerne den in jüngster Zeit von PEREMESCHKO und Anderen mitgetheilten, mit diesen übereinstimmenden Lehren anschliesse.“ — Was mich betrifft, so bemerke ich dazu, dass ich auf den Ausdruck „active Theilung des Kerns“ niemals Werth gelegt habe, weil er an sich gar keine Erklärung enthält.

2) F. JOHOW (71) und STRASBURGER (133 a) empfehlen die Bezeichnung „directe Kerntheilung“ für die Fälle eigentlicher Einschnürungstheilung zu brauchen, und Letzterer möchte „Fragmentation“ auf solche beschränken, in denen ein wirklicher, mit Desorganisation vorhandener Zerfall der Zellkerne vorliegt. Wenn, wie es nach den pflanzlichen Objecten erscheint, sich zwischen diesen Modis scharf unterscheiden lässt, so würde sich das empfehlen. Doch hat VAN BENEDEN den Ausdruck Fragmentation wohl nicht im Sinne eines pathologischen Zerfalls gemeint.

(abgesehen davon, ob diese selbst sich zugleich oder nachher noch theilen mag).

Zum Theil sind die hier in Betracht kommenden Befunde schon soeben unter „directe Zelltheilung" besprochen. AUERBACH (5) nahm eine directe Kerntheilung an, ohne jedoch damals Belege dafür zu geben. EBERTH (28) und KLEIN (74) nahmen sie für die Kernvermehrung in Epithelien (wohl offenbar mit dem Gedanken an successive Zelltheilung) neben der indirecten Kerntheilung an, aber stets nur mit Rücksicht auf die eingeschnürten Kernformen, die an Reagentienpräparaten gefunden werden und ja auch frisch vorkommen. Die Stelle VAN BENEDEN's [1]), die ich früher als wichtig für Beurtheilung der directen Kerntheilung citirt habe [2]), wird durch die neuere Arbeit desselben [3]) dahin erläutert, dass eine directe Beobachtung von Kernzerschnürung intra vitam nicht vorlag. Die Beobachtungen von V. LA VALETTE ST. GEORGE und NUSSBAUM a. a. O., so sehr sie zur Annahme einer maulbeerförmigen Kernzerschnürung einladen können, beweisen doch eine solche noch nicht (S. 345); ebenso ist es mit meinen Befunden an den Blasenepithelzellen (S. 346).

Während so die Sache für fixe thierische Gewebszellen liegt, ist dagegen für amoeboide Leukocyten, wie mir scheint, an der directen Zerschnürung von Kernen kaum mehr ein Zweifel möglich. Es wurde dieser besondere Fall schon in meinen ersten betreffenden Arbeiten (34, 35) berücksichtigt, doch mit dem Rückhalt, dass dabei auch hier besondere Anordnungen im Kern, wenn auch weniger ausgeprägt als die Kernfiguren bei fixen Zellen, vorkommen könnten.

Für die Kernzerschnürung bei Leukocyten liefern erstens die citirten Beobachtungen RANVIER's (110 b) an lebenden Zellen einen Beleg.

Aber auch, wo man an lebenden kriechenden Zellen *nicht* so viel sehen kann, um einer Kernzerschnürung ganz sicher zu sein, erhält man doch durch Reagentien Bilder, die mit bestem Grund auf eine solche gedeutet werden können (Fig. 24 Taf. IIa, Fig. W).

Diese Deutung hat kürzlich in dem mehrfach erwähnten Aufsatz HENLE's (60) einen Einspruch erfahren, welcher der Frage nach der Leukocytentheilung eine neue und interessante Wendung zu geben scheint. Ausgehend von den früheren Controversen über die Kernver-

1) **14**, S. 82, wo VAN BENEDEN aus den Formen der Kerne im Ektoderm des Kaninchenkeims, besonders in zweikernigen Zellen, auf directe Fragmentation von Kernen geschlossen hat, übrigens daneben die kinetische Kerntheilung gefunden hatte, und als den eigentlichen Zellvermehrungsweg ansprach.

2) **35**, S. 13.

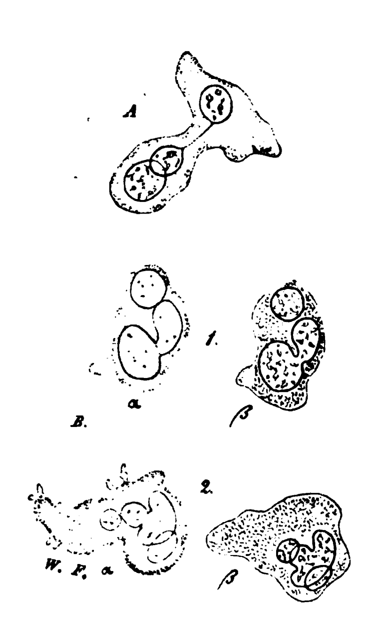
3) **16**, S. 60. VAN BENEDEN stellt dort eine specielle Bearbeitung seiner Ergebnisse über Zelltheilung und Kerntheilung in Aussicht.



hältnisse der Eiterzellen und seinen eigenen betreffenden Arbeiten [1]), welche die Mehrkernigkeit und anscheinenden Kernzerschnürungen bei diesen auf Wirkung der Essigsäure und anderer Reagentien zurückführten, nimmt HENLE an (S. 427), dass derselbe Factor auch bei den Arbeiten von BÜTSCHLI [2]), mir [3]) und RENAUT [4]) mitgespielt haben möge, in denen Kernzerschnürung bei Leukocyten beschrieben ist: dass wir hier in aller Unbefangenheit Kerne, die durch Reagentien verzerrt waren, als in natürlicher Abschnürung begriffen gedeutet hätten.

Es wäre erfreulich, wenn sich auf so einfache Weise über die vorliegende Schwierigkeit wegkommen liesse, aber ich sehe nicht, wie dies angeht. Ich bin doch nicht so unbefangen gewesen, wie HENLE annahm. Ich würde gewiss nicht die mehrkernigen Formen der Leukocyten als etwas Gewöhnliches und Abschnürungsformen von Kernen darin als Naturzustand bezeichnet haben [5]), wenn ich mich nicht längst an lebenden Objecten überzeugt hätte, dass diese Dinge dort gerade so zu sehen sind, wie an Reagentienpräparaten. Ich habe die Kerne der farblosen Blut- und Wanderzellen sehr vielfach bei Salamandra an Blutpräparaten, an der Harnblase, in den Kiemenbüscheln, Kiemenblättern und der Schwanzflosse der Larve lebend studirt [6]) und mich dann direct von der Wirkungsart der Essigsäure und anderer Reagentien auf sie überzeugt, ehe ich schloss, dass diese Reagentien keine wesentlichen Veränderungen daran machen. Ferner habe ich die Thatsache, dass die lebendigen farblosen Zellen im Blute grossen-

Fig. W.



Wanderzellen, Bindegewebe der Salamanderlarve.

Oben: Zelle, deren Kern in zwei Stücke abgeschnürt ist, beide durch einen dünnen lang ausgezerrten Strang verbunden. Pikrinsäure.

Darunter: links lebend beobachtete Wanderzellen, die Contouren der Kerne so angegeben, wie man sie in den kriechenden Zellen deutlich sieht; rechts dieselben Zellen unmittelbar nach der ersten Wirkung eingesogener Essigsäure.

1) Die Literatur s. bei HENLE a. a. O., S. 422 ff.
2) **23**, S. 45 ff. 3) **38** u. a. a. O. 4) **112** a.
5) **34**, S. 312—313, Fig. 1 n—p, 13 a—c, Taf. XV.
6) S. am eben cit. Orte.

theils und in den meisten Fällen grösstentheils zwei bis mehr Kerne haben, für zu bekannt gehalten[1]), um sie besonders zu urgiren; man kann sich davon am frischen Salamander- oder Froschblut ohne jeden Zusatz leicht überzeugen, wenn man nur ein gutes stärkeres System und gutes Licht, am besten dabei den Beleuchtungsapparat benutzt. Auch im menschlichen und Säugethierblut scheint er mir nicht anders zu sein, nur lässt sich hier bei der Kleinheit der Zellen am frischen Blutpräparat oftmals die Mehrfachheit der Kerne nicht so gut feststellen.

Da aber ein Beobachter wie HENLE Einspruch erheben konnte, habe ich den Gegenstand noch einmal speciell nachgeprüft und will ihn hier näher erörtern.

Zunächst habe ich den von HENLE empfohlenen Versuch mit Froschblut vielfältig wiederholt. Ich muss entsprechend dem eben Gesagten behaupten, dass hier in Essigsäurepräparaten keineswegs mehr Zellen mit zwei bis mehreren Kernen vorliegen, als an Präparaten ohne Zusatz oder solchen mit Wasser. Mit einer guten Immersionslinse und gutem Licht finde ich in Präparaten ohne Zusatz unter den mittelgrossen und grösseren Leukocyten[2]) meistens[3]) mehr als die Hälfte entweder deutlich mehrkernig oder doch die Entscheidung unmöglich, ob die verzogene und gebogene Kerngestalt darin einem oder mehreren Kernen entspricht. Dafür sind die lebenden Bilder vielfach etwas zu blass, besonders bei diesen kleinen Zellen. Wenn man nun aber durch Essigsäurezusatz die Kerncontouren verdeutlicht, so löst man viele solcher zweifelhafter Fälle noch als mehrkernige Zellen auf, und deshalb kann es wohl den Anschein haben, als seien nach der Essigwirkung wirklich letztere in grösserer Zahl vorhanden, als ohne Säure. — Aehnlich ist es mit den Wasserpräparaten. Bei Wasserzusatz quillt bekanntlich der Kern zu einer sehr blassen, dünnwandigen Blase auf, in der die Gerüstsubstanz durch Quellung verschwindet. Liegen zwei Kerne dicht beisammen, so kann die Zwischenwand reissen oder so verdünnt werden, dass man sie kaum bemerkt; dann glaubt man hier nur einen Kern zu haben. Im ersten Anfang der Wasserwirkung treten aber die einzelnen Kerne noch recht gut hervor, und wenn man viele solche Präparate studirt, findet man hier noch viel deutlicher als am zusatzlosen Prä-

---

1) Vergl. 38, S. 61, Anm. 1; 34, S. 312 unten. Dass ein Theil der farblosen Blutzellen mehrkernig ist, wird übrigens auch von HENLE nicht in Abrede genommen, S. 425 a. a. O.

2) Die kleinsten haben bekanntlich fast alle nur einen Kern.

3) Die Neigung zur Mehrkernigkeit schwankt individuell, bei einzelnen Winterfröschen giebt es auffällig wenig mehrkernige Zellen, während andere reich daran sind. Vielleicht physiologische Schwankungen.



parat, dass zahlreiche mehrkernige Zellen vorhanden sind, und zwar nicht weniger, als nach Säurezusatz.

Ich summire: wenn man an frischen Froschblutpräparaten und bei Wasserzusatz nicht ganz so viel sicher mehrkernige Leukocyten finden kann, als nach Essigsäurezusatz, so kommt dies daher, dass die Kerne an Präparaten der ersteren Arten überhaupt weniger deutlich abzugrenzen sind, nicht aber daher, dass die Essigsäure hier Kerne zerschnürte.[1])

Ich halte mich aber bei diesem weniger günstigen Object, dem Blut, nicht auf, da ich ein Experimentum crucis an einem besseren vorlegen kann. Bei der Salamanderlarve lassen sich Dank der Grösse der Elemente die Kerne in den lebenden Leukocyten viel deutlicher, als beim Frosch erkennen. Ich nehme nun z. B. ein frisch abgeschnittenes Kiemenblatt einer lebenden Larve zum Object. Man findet in seiner Bindesubstanz vertheilt, namentlich in der Nähe der Capillaren, reichlich Wanderzellen in contrahirten oder in verschiedenen Kriechformen.[2]) Man kann in Wasser untersuchen, von welchem das Kiemenblatt im Leben umspült wird, und in welchem erst nach einiger Zeit — gewöhnlich 10—15 Minuten — eine Quellung eintritt, oder in Kochsalzlösung von 0,6 p. c., welche, wie man sich leicht überzeugt, an den Formen der Zelle, des Kerns und der Kernstructur nichts ändert, die Kriechbewegungen nicht beeinträchtigt und die Quellung länger abhält. Ich habe Beides vielfach gethan. — Man sucht sich nun eine, oder gleich mehrere in einem Sehfeld liegende Wanderzellen auf, welche deutlich zwei bis mehr Kerne erkennen lassen, und zeichnet sie rasch mit den darin sichtbaren Kernen (Fig. W links, Fig. 24, Taf. IIa, a,b). Man lässt dann Essigsäure zufliessen und saugt sie ein; die Wirkung auf die Kerne erfolgt, indem binnen wenigen Secunden die Kerncontoure verschärft werden, und meistens (nicht stets) eine sehr geringe Volumsverminderung des Kerns auftritt (Fig. W rechts, Fig. 24 α, β). Es ergiebt sich, dass 1) die Kerne in den betreffenden Zellen *vor der Säurewirkung dieselbe Zahl und im Wesentlichen dieselbe Form, dieselbe Lagerung gehabt haben wie nach der Säurewirkung,* abgesehen von der eben erwähnten, ganz unbedeutenden Verkleinerung und gleich unbedeutenden Oberflächenverschiebungen. Wo im Leben eine der fraglichen Abschnürungsbrücken zwischen zwei Kernen oder ihr Rest, oft nur sehr zart und

1) Ich will nicht in Abrede stellen, dass letzteres geschehen kann. Mir ist jedoch bei Benutzung von 1—5 p. c. Säure und frischem Blut kein Fall vorgekommen, wo sich eine solche Zerschnürung wirklich sicher hätte verfolgen lassen.

2) Man thut gut, nicht ganz junge Larven zu wählen, weil bei diesen die Leukocyten noch nicht zahlreich sind.



noch öfters ungewiss, zu erkennen war (Fig. 24a), da wird sie durch die Essigsäure in gleicher Form scharf und deutlich (24α). — Nun mache ich dieselbe Beobachtung bei einer Wanderzelle, die im lebenden Zustand deutlich nur einen, runden oder ellipsoiden Kern hat. Wirkt die Säure, so wird dieser Kern niemals zerschnürt, nur deutlicher. — Drittens, ich mache dieselbe Beobachtung bei einer lebenden Zelle, deren Kern eine sehr verzogene, unregelmässige Form hat (Fig. W, 1, α), so dass man vielfach bei genauestem Einstellen nicht entscheiden kann, ob ein Kern, oder zwei oder mehr sich deckende da sind. Nach der Säurewirkung bewahrt wieder die ganze Kerngestalt ihren Totalumriss (W, 1β): in den einen Fällen kann man jetzt, wegen der Verschärfung der Kerncontoure, sicherstellen, dass in der That mehrere, über einander liegende Kerne da sind; in den anderen ergiebt sich, dass es nur einer ist.

Dies Alles habe ich, wie gesagt, schon im ersten Abschnitt meiner Arbeiten vor 5 Jahren vielfach geprüft und sichergestellt; seitdem sind mir dieselben Bilder oft wieder vor Augen gewesen. Ich habe jetzt, mit Rücksicht auf Henle's Zweifel, die beschriebene Beobachtung nochmals an etwa 30 Kiemenblättern wiederholt, stets mit dem gleichen Erfolg wie früher. Es wurde dabei die homogene Immersion $^1/_{12}$ von Seibert und der Abbe'sche Beleuchtungsapparat benutzt, übrigens genügt auch eine gute Wasserimmersion wie Hartnack 9, oder ein gutes starkes Trockensystem, helles Licht natürlich vorausgesetzt. — Ich will noch bemerken, dass man beim einen Thier zahlreichere Wanderzellen, und wiederum zahlreichere mehrkernige Wanderzellen treffen kann, als beim anderen; für gewöhnlich sind die letzteren weit reichlicher, als die einkernigen. Natürlich kann man sich auch farblose Blutzellen in den Gefässen der Flosse oder des Kiemenblattes auswählen, sie liegen aber meist weniger günstig als die Wanderzellen im Bindegewebe. Ferner kann man ganz die gleichen Erfahrungen an Präparaten vom Blut des Salamanders oder der Larve machen, wenn man vor und nach Säurezusatz untersucht. Ich habe nur meistens die Kiemenblätter vorgezogen, weil die Garantie des vollkommen lebendigen Zustandes hier grösser ist.

Es ergiebt sich hieraus, dass die Essigsäure hier die Kerne der Leukocyten in der That nach dem Leben fixirt, nicht, wie Henle meint, verzerrt oder zerschnürt. Es ergiebt sich also auch, dass die mehrkernigen Leukocyten und die fraglichen Abschnürungsformen ihrer Kerne, welche ich und Andere früher (a. a. O.) nach Reagentienpräparaten dargestellt haben, und welche ich hier zeichne, keine Artefacte sind, sondern gut fixirte Natur.

Ich habe bis jetzt hier nur von Essigsäure gesprochen; ganz

dasselbe gilt nun aber für die übrigen Reagentien: Osmiumsäure, Chromsäure, Pikrinsäure, Alkohol (ja auch Chromsalze, denn obschon letztere das Innere des Kerns sehr verändern, conserviren sie seine Aussenform ganz gut). Man findet an solchen Präparaten dieselben Kernformen in den Leukocyten wie sie im Leben sind, und ist also berechtigt auch mit diesen Reagentien in der vorliegenden Frage zu arbeiten.

Mit allem diesen geschieht aber keineswegs ein Einspruch dagegen, dass an Eiterzellen — welche ja das erste und in dieser Frage grundlegliche Object HENLE's bildeten — oder an schon abgestorbenen, veränderten Leukocyten, wie es ja die Zellen des Eiters auch sind, durch Essigsäure u. a. wirklich Fragmentationen und Verzerrungen der Kerne vorkommen können. Dies ist vollkommen zuzugeben, ein Kern der schon in Zersetzung begriffen ist, kann ganz wohl durch Säurewirkung einen beschleunigten Zerfall erfahren.

Dass freie Zellen, vom Habitus der Leukocyten, sich und ihre Kerne auch mit Karyokinese theilen können, dafür sind von PEREMESCHKO (102—105) und jetzt von mir (S. 256, vergl. 38, S. 57) Belege gegeben. Dies spricht nicht dagegen, dass bei lebhaft mobilen Zellen dieser Art auch eine directe Theilung erfolgen kann. Es würde vielmehr das Nebeneinandervorkommen beider Modi bei einer Zellenart besonders bemerkenswerth sein mit Hinblick auf die folgenden Verhältnisse bei Pflanzen.

An pflanzlichen Objecten sind nun in den letzten Jahren die Beobachtungen von SCHMITZ (118 α ff.) und JOHOW (71, 72) gemacht. Sie lassen wohl keinen Zweifel daran, dass die Kerne der vielkernigen Zellen bei Valonia, Chara u. a. zum grossen Theil durch directe Kernschnürung entstehen, und dass auch in Parenchymzellen von Phanerogamen Kernformen reichlich und normal vorkommen, die ungezwungen als Resultate von solcher zu deuten sind. Ferneres Material hierzu ist in STRASBURGER's neuem Buche über Bau und Wachsthum der Zellhäute (133) enthalten.[1]) Von besonderem Interesse ist, dass nach JOHOW's Befund bei den Characeen an den Vegetationspunkten zunächst indirecte Theilung der Kerne vorliegt, weiter aber die Kerne der sich streckenden Internodialzellen sich durch Abschnürung vermehren. SCHMITZ fand bei Valonia in dem wachsenden Zellenende bei der Theilung der Kerne innere Differenzirungsvorgänge derselben, wenn schon die Form der Karyokinese dabei nicht sehr ausgesprochen scheint, während im anderen Theil der Zelle einfache Kernabschnürung vorliegt. Beide Forscher gelangen zu der Auffassung,

---

1) Die genannten und andere bez. botanische Arbeiten sind bei STRASBURGER 133 a, S. 98 ff. genauer analysirt.

dass directe und indirecte Kerntheilung, um SCHMITZ's Worte zu brauchen „nicht als durchaus heterogene Vorgänge zu betrachten, dass sie durch eine Reihe von Uebergangsformen untereinander verbunden sind.“ Beide treten auch einer früheren Anschauung von STRASBURGER und TREUB gegenüber, nach welcher die directe Theilung des Kerns von der eigentlichen, indirecten ganz zu trennen und, in manchen Fällen wenigstens, eine pathologische Fragmentation und Desorganisation wäre. Es ist hierin insofern eine Vermittlung erfolgt, als STRASBURGER (133 a) jetzt die directe Kerntheilung als normale Erscheinung zulässt, ja sogar „als den ursprünglichen einfachsten Vorgang der Kerntheilung“ ansieht, und die Fälle von Desorganisation und Zerfall der Kerne durch den Namen Fragmentation zu unterscheiden vorschlägt.

Soweit ich finden kann, enthalten die genannten Arbeiten keine Angaben, die darauf schliessen lassen, dass bei einer directen Kerntheilung, d. h. Durchschnürung des Kerns ohne irgend eine bestimmte Metamorphose seiner Substanz, gleichzeitig oder unmittelbar nachher Zelltheilung verliefe, etwa in der Art wie bei den Leukocyten in dem Falle RANVIER's, s. o.[1]) Auch STRASBURGER spricht aus, dass nach seiner Erfahrung „bei höher organisirten Pflanzen eine directe Kerntheilung von Zelltheilung nie gefolgt werde.“

Das Vorkommen directer Kerntheilung kann nach allem Gesagten als feststehend angenommen werden[2]); wer dieselbe für einen Theil der hier besprochenen Fälle bezweifeln wollte, hätte diese erst zu widerlegen, oder anderweitig aufzuklären. Wohl aber scheint es nöthig, um über die Verbreitung und Bedeutung des Vorgangs genauer urtheilen zu lernen, dass man die Beobachtungen nach dem Grad ihrer Beweiskraft sichtet und die nichtbeweisenden als solche bezeichnet, wie es hier versucht ist. Wenn man jeden eingeschnürten Kern ohne Weiteres als Beispiel von Kerntheilung reclamiren wollte, wie es früher lange geschehen ist, so würde man zu unrichtigen allgemeinen Schlüssen kommen (s. S. 95).

Die Entscheidung darüber, ob die directe Kerntheilung, wie es

1) Bei den Beschreibungen JOHOW's (72) über die Theilungen der Scheitelzellen und Wurzelgelenkzellen von Chara foetida handelt es sich allerdings, so viel ich urtheilen kann, um nachfolgende Zelltheilungen. Hier sind aber die Vorgänge an den Kernen auch keine reinen Abschnürungen, sondern der Art, dass man sie eine Kernmetamorphose nennen kann (Fig. 6—9 a. a. O.)

2) Und deshalb gehört der Abschnitt „mehrkernige Zellen“ (s. S. 331) ebenso gut mit hierher, als unter „indirecte Theilung.“



Strasburger vermuthet (133a, S. 105) als der ursprüngliche Vorgang, die indirecte als der später abgeleitete und ausgebildete zu betrachten ist, wird meines Erachtens erst zu geben sein, wenn noch viel ausgedehntere Beobachtungen über die Verbreitung directer Theilung vorliegen werden und vor Allem über die physiologischen Bedingungen, unter denen sie auftritt.

III. *Anhang.*

Zelltheilung ohne Kerntheilung.

Es würde dies identisch sein mit der Abschnürung eines Stückes Zellsubstanz oder mehrerer ohne Kern, da dieser in solchem Fall ja nur in einem Stück bleiben kann. Ob derartige Vorkommnisse, also die Abschnürung kernloser Stücke Zellsubstanz, bei amoeboiden Zellen vorkommen, und ob solche weiter leben können, lasse ich dahinstehen; ich habe noch nichts sicher Physiologisches der Art gesehen. —

Es gehört einigermaassen hierher ein höchst interessanter Fall, den Strasburger (132a, S. 345, 161) untersucht und mitgetheilt hat, die anfängliche Theilung der Sporenmutterzellen des Mooses Anthoceros und Makrosporenmutterzellen von Isoëtes; doch gehört er hierher nur halbwegs, weil der Process später in indirecte Theilung hinüberschlägt. Anfangs aber theilt sich die Protoplasmamasse, die nebst dem Kern in der Zelle liegt, in zwei Theile, dann nochmals jede in zwei, ohne dass der Kern sich ändert. Die vier Theilportionen sind also durch eine Sonderung entstanden, die von jeder morphologischen Betheiligung des Kerns unabhängig war. Dann jedoch theilt sich auch dieser metamorphotisch, und die weitere Proliferation erfolgt von da ab unter indirecter Kerntheilung, so jedoch, dass die Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernen nur zum geringen Theil von den Fäden der Kernspindel gebildet, zum grossen Theil von dem angrenzenden Zellplasma verstärkt werden.

Dieser Fall beweist ohne jede Frage, wofür ihn auch Strasburger verwerthet hat, dass die Theilung eines Zellkörpers nicht von einer vorgängigen oder gleichzeitigen Theilung des Kerns abhängig zu sein braucht. Dies wird übrigens ja auch durch die Sprossungsverhältnisse von Rhizopoden (Euglypha, s. Fig. Y) und Infusorien (s. S. 328ff.) hinreichend bewährt.

Ferner würden halbwegs hierher eben diese Sprossungstheilungen bei Protisten und bei Blutcapillaren gehören, wo der Zellkörper sich vorweg in zwei Portionen bringt, der Kern sich erst nachträglich theilt, kurz ehe der Zusammenhang jener Portionen unterbrochen wird oder auch erst gleichzeitig.

ZWEIUNDZWANZIGSTES CAPITEL.

Bemerkungen zur Physiologie der Zelltheilung.

Diese Bemerkungen müssen sich fast ganz auf die indirecte Theilung beschränken, da es für die Physiologie der directen noch zu wenig Anhaltpunkte giebt.

A. *Frage nach der nächsten Ursache der Theilung einer Zelle.*

Es fragt sich, und ist nicht für alle Fälle entscheidbar, ob der Anlass zum Beginn einer Zelltheilung direct von anderswoher, von aussen kommen muss, oder ausgelöst wird innerhalb der Zelle.

Anstösse von aussen — durch Beschaffenheit der umgebenden Transsudate und durchtränkenden Flüssigkeiten, Ernährungsverhältnisse, Einwirkung von Licht und Temperatur — kommen ohne Frage ins Spiel. Es wird dies wohl hinreichend bei Thieren wie Pflanzen durch die Summirung der Theilung zu gewissen Zeiten und durch ihre Anhäufung an bestimmten Orten gezeigt.

Bei solchen äusseren Einflüssen braucht aber natürlich nicht an einen ganz raschen, plötzlichen Anstoss zur Theilung gedacht zu werden: solche Wirkungen können sich auf kürzere oder längere Zeit summiren und in der Zelle erst den Zustand hervorrufen, der sie zum Theilungsbeginn disponirt.

Dass die nächsten Bedingungen für diesen rein intracellulär liegen, oder liegen können, dafür sind das einfachste Beispiel furchende Eier, besonders inaequal furchende, die sich frei im Wasser entwickeln. Die umgebenden Bedingungen sind für alle Zellen des Keims gleich, es theilen sich aber nur einzelne Zellen zur Zeit. Sie müssen den nächsten Anstoss dazu in sich selbst, bei ihrer Abtrennung von der Schwesterzelle, mitgebracht haben.

Es ergiebt sich also, dass wir nach den nächstliegenden Ursachen des Theilungsanfangs in der Zelle selbst zu suchen haben. Und hier stehen wir vor der alten Frage: sind sie in der Zellsubstanz zu suchen, oder im Kern? —

Man hat den Kern bekanntlich seit lange für ein Theilungsorgan der Zelle gehalten. Grossentheils freilich unter der nicht gegründeten Voraussetzung, dass der Kern sich stets fertig in zwei getheilt haben müsse, ehe die Zelltheilung begönne. Dies ist nicht der Fall; es fragt sich aber trotzdem, ob die ersten sichtlichen Erscheinungen der Zelltheilung nicht im Kern ihre Bedingung haben können, und es fragt sich dafür zunächst, welches sind diese Erscheinungen?

1. Bei der gewöhnlichen Zelltheilung mit Karyokinese sind sie: das Auftreten der Pole, am Kern oder unweit desselben, und alsbald die ersten wahrnehmbaren Phänomene der Metamorphose im Kern.

2. Bei der Zelltheilung durch Sprossenbildung[1]) ist es: die Hervortreibung eines Theiles des Zellkörpers, während dem Kern noch keine Veränderung in seinem Inneren anzumerken ist.[2])

3. Bei den Sporenmutterzellen von Anthoceros ist es: die Theilung des Zellensubstanzklumpens neben dem Kern, während dieser noch keine karyokinetischen Veränderungen zeigt.

4. Bei der directen Zelltheilung endlich: die vorgängige Theilung des Kerns durch Zerschnürung, und darauf folgend Zerschnürung des Zellkörpers, so dass je ein Kern in je einer Portion bleibt.[3])

Ob nun für diese Erscheinungen das nächstbedingende Moment in der Zellsubstanz liegt, oder im Zellkern, das scheint mir noch vollständig dunkel zu sein. Wir kennen ja die Kräfte nicht, die dabei spielen. — Es kann sein, dass diese Kräfte lediglich in der Zellsubstanz entwickelt werden und auf den Zellkern so wirken — oder auf einen anderen Theil in der Zelle, nehmen wir ein Chlorophyllkorn, so wirken — dass er getheilt wird. —

Es kann aber auch sein, dass Kräfte vom Zellkern ausgehen, welche erst auf die Zellsubstanz so wirken, dass sich in ihr im ersten der vorher hingestellten Fälle die Pole bilden, im zweiten die Substanz einseitig als Sprosse hervorgedrängt wird, im dritten der Protoplasmakörper am Kern zur Theilung in zwei veranlasst wird. Es kann sogar sein, dass die Kräfte, welche das Chlorophyllkorn zur Theilung bringen, auf dasselbe nicht wie auf ein passives Etwas von aussen heraus der Zellsubstanz gewirkt haben, sondern dass die nächstveranlassenden von ihm selbst ausgegangen sind, da doch ein Chlorophyllkorn auch eine Organisation und einen Stoffwechsel hat.

Denn wir wissen noch so gut wie nichts davon, welche Spannkräfte, welche Vorgänge elektrischer und elektrolytischer Natur, welche Diffusionsverhältnisse in der lebenden Zelle und zwischen

---

1) S. 328.

2) In dem Falle von Spirochona (R. Hertwig) scheint allerdings die Kernmetamorphose ziemlich gleichzeitig mit der Sprossenbildung zu beginnen.

3) Dieser letzte Fall ist jedoch noch nicht ganz exact in Vergleich zu ziehen. Erstens ist die directe Zelltheilung in dieser Form eigentlich bisher nur für amoeboide Zellen bewährt. Dann ist auch bei diesen nicht sicher, ob die Abschnürung stets so, wie oben gefasst, (d. h. in Form der von Ranvier beobachteten Fälle) verläuft, oder ob sich nicht auch zunächst der Zellkörper einschnüren, und dann erst der Kern durchschnürt werden könnte.

Zellsubstanz und Kern überhaupt thätig sind, sich mit Aenderungen des Stoffwechsels, also der Molecularmechanik in Zelle und Kern ändern, und bei dem Anstoss zur Theilung in Frage kommen können.

Für die gewöhnliche indirecte Zelltheilung ist unstreitig die erste wahrnehmbare Erscheinung, mit der wir rechnen können, die Markirung der Polstellen durch die zu ihnen centrirte Strahlung, wobei nicht erst gesagt zu werden braucht, dass mit dem Ausspruch „zwei Pole treten auf“ über die wirklichen dabei und vorher statthabenden Vorgänge gar nichts erklärt ist. Genug, wir sehen sie; sie liegen bei Eizellen sichtlich nicht im Kern, sondern neben ihm, aber unweit, in der Zellsubstanz; und so wird es denn wohl auch bei anderen Zellen sein, wo sie ganz dicht an den Kern gedrängt liegen können. Bei der ersten Theilung der Eizelle kommt zwar ins Spiel, dass das eine Polcentrum mit der Strahlung am eingedrungenen Spermakern zusammenfällt, das entgegengesetzte erst dann auftritt. Aber schon bei den nächsten Furchungszellen und vollends bei Gewebszellen fällt diese von aussen kommende Bedingung fort, hier kann man einstweilen nur sagen: die Pole treten in der Zellsubstanz auf.

Aber sehr bald nach ihrem Auftreten wird im Kern die Anordnung des Fadenwerks zum Knäuel deutlich. Wer kann nun sagen, ob dies die consecutive Erscheinung ist, oder die primäre? Es könnten molecular-mechanische Vorgänge im Kern, welche zur Knäuelbildung führen, schon lange vorhergegangen sein, ehe aussen die Pole auftreten, wenn wir von solchen Vorgängen auch noch nichts sehen können, und die Spannkräfte, welche dadurch im Kern gesetzt werden, könnten erst die Ursache für das Auftreten der Pole sein.

Wenn man hiergegen einwenden will, dass ja die eine der ersten Polstrahlungen in der befruchteten Eizelle identisch erscheine mit der Strahlung des Spermakerns, der doch von aussen an den Eikern heranrückt, und dass also diese Strahlung nicht vom Eikern aus bedingt sein könne, so lässt sich erwiedern: wenn die Strahlung am Spermakern dasselbe Centrum erhält, wie die eine Polstrahlung, die darauf die Theilung des Eikerns begleitet, so ist damit nicht bewiesen, dass die letztere Polstrahlung nur durch den Spermakern entstanden ist. Wir kennen das physikalische Wesen der Strahlungen noch nicht, es kann eine solche möglicherweise durch verschiedene Ursachen bedingt sein.[1])

Der Gedanke ist und bleibt demnach zulässig, dass im Zellkern Kräfte angesammelt werden könnten in Form von Substanz,

---

1) Es ist für alles dies Taf. VII, Fig. 1—6 zu vergleichen.

oder in Form von Spannungen, oder von beiden zugleich, da sich das letztere durch das erstere bedingt denken lässt, Kräfte, welche dann, bei einem gewissen Maximum, in der umgebenden Zellsubstanz erst die Processe hervorrufen, welche auf die Theilung gerichtet sind.[1])

Dies bringe ich hier zur Sprache, ohne irgend ein Präjudiz dafür zu haben, dass der Kern nun gerade ein Theilungsorgan oder Theilungsapparat der Zelle sein müsste.[2]) So lange aber diese Möglichkeit dasteht, verdient sie auch berücksichtigt zu werden.

Es würde eine solche Rolle des Kerns natürlich nicht im Mindesten ausschliessen, dass er noch andere wichtige Functionen im Haushalt der Zelle versehen kann.[3]) Schmitz (120, S. 34) hat vor 2 Jahren die Ansicht vertreten, zu der auch Strasburger damals vermuthungsweise gelangt ist (132a, S. 371), dass die specielle Function des Kerns die Neubildung von Proteinsubstanzen sei. Dies ist vollkommen möglich; zur weiteren Discussion darüber würde wohl erst eine chemische Verfolgung der Beziehungen zwischen Nucleinkörpern und wirklichen Eiweisskörpern gehören, da das Chromatin des Kerns doch wesentlich aus ersteren, nicht aus letzteren constituirt wird. Wenn der Kern aber diese und vielleicht noch andere, trophische Functionen hat, so wird dadurch offenbar nicht ausgeschlossen, dass er im obengedachten Sinne bei der Theilung der Zelle mitspielen kann. Mir scheint im Gegentheil, wenn der Kern so wichtige und eigenthümliche Functionen im Stoffwechsel der Zelle hat, so wird es um so wahrscheinlicher, dass er auch bei dem Kräftespiel nicht unbetheiligt ist, welches zur Theilung dieser Zelle führt.

Die Theilung kernloser Moneren ist natürlich nicht direct physikalisch vergleichbar mit der Theilung kernhaltiger Zellen, welche, eben mit dem Besitz des Kerns, auch jenen gegenüber besondere Lebensbedingungen haben.

Der Gedanke, dass vielmehr die Zellsubstanz, das Protoplasma, das Veranlassende, Active und Leitende bei der Zell- und Kerntheilung sei, ist seit zwei Jahren mit besonderem Nachdruck von Strasburger vertreten worden. Er würde dann principiell den

---

1) Dies entspricht den Aeusserungen, die an einer früheren Stelle (38, S. 80 ff.) über diesen Punkt gemacht wurden. Es wurde dort der bildliche Ausdruck gebraucht, man könne sich in solchem Fall den Vorgang als eine Ladung des Kerns vorstellen, deren Entladung in der Zelltheilung, resp. in der Karyokinese geschehe. Ich brauche wohl nicht zu betonen, dass dies nur ein Gleichniss ist.

2) 38, S. 82.

3) Was auch von zootomischer Seite und speciell von mir selbst nicht bestritten, sondern zugelassen wurde (38, S. 82).



Vorzug verdienen, wenn dadurch etwas mehr über die Bedingungen der Theilung erklärt würde. Bis jetzt kann ich dies nicht finden. Dass in der Zelle zwei differenzirte Polstellen mit Radienanordnung auftreten, oder dass an einer bestimmten Stelle die Zellsubstanz in Form einer Sprosse vortritt, oder dass sich, wie bei Anthoceros, der Protoplasmakörper am Kern halbirt, alles dies scheint mir noch genau ebenso unverständlich unter der Annahme, dass die veranlassenden Kräfte allein von der Zellsubstanz aus entwickelt werden, als unter der anderen Annahme, dass ein Wechselspiel von Kräften zwischen Kern und Zelle dazu den Anlass giebt. Bis wir diese Kräfte näher verstehen, darf es gestattet sein sich mit dem Nichtwissen zu begnügen; so lange ist aber auch die Möglichkeit nicht abgewiesen, dass die Vorgänge, welche zur Zelltheilung führen, durch den Kern vermittelt werden könnten.

Hiermit stelle ich also keine Hypothese in diesem Sinne auf, sondern constatire lediglich die Sachlage.

Da hier überhaupt nur die Absicht verfolgt wird, letzteres zu thun, so erlaube ich mir auch an dieser Stelle von einem näheren Eingehen auf die Theorien über das physikalische Wesen der Zelltheilung abzusehen, die von anderen Untersuchern, so von Bütschli[1]) und Hermann Fol[2]) aufgestellt sind, und auf die reichhaltige Besprechung, welche Mark (88) gerade dieser theoretischen Seite zugewendet hat. Geistvoll construirt, wie diese Hypothesen sind, und einer weiteren Verfolgung sehr werth, bieten sie doch noch so wenig bestimmte Anknüpfungspunkte an die jetzt näher bekannten Formerscheinungen der Theilung, dass ihre nähere Analyse hier allzuweit ins Gebiet der Vermuthungen führen würde.

B. *Fragen nach der Mechanik der Zell- und Kerntheilung.*

Es handelte sich im Vorigen um den Anfang der Zelltheilung und die ihn veranlassenden Momente. Ferner fragt es sich, ob im weiteren Verlauf der Theilung deren Mechanik wesentlich oder ganz von der Zellsubstanz beeinflusst wird, — oder theilweise oder selbst hauptsächlich durch den Kern.

---

1) **23**, S. 203: Versuch, die Theilung des Eies auf mathematischem Wege nach den Gesetzen der Oberflächenspannung zu erklären.

2) **48**, S. 264 ff.: La théorie électrolytique des mouvements protoplasmiques. An Erscheinungen, die ins Gebiet der electrischen gehören, habe auch ich bei der ersten näheren Bekanntschaft mit Zelltheilung bei Wirbelthieren denken müssen (**36**, S. 230) und halte es auch heute für motivirt und, mit Bezug auf die Kerntheilungsfiguren, für weiter ausführbar. Diese Verfolgung gehört aber nicht an diesen Ort, für jetzt bitte ich, das Gesagte nur als einen Gedanken, nicht als eine Hypothese aufzunehmen.



STRASBURGER vertritt (132a ff.), dass die Zellsubstanz für die Kerntheilung ebenso wie für die Zelltheilung selbst das Maassgebende und Leitende sei. Er verwerthet hierfür zunächst die Kerntheilung in mehrkernigen Zellen, bei denen BÜTSCHLI (23), TREUB (141a) und ich (36, S. 190) gefunden hatten, dass die Kerne sich für gewöhnlich in gleichen Theilungsstadien befinden und somit anzunehmen ist, *dass ein aus der Zellsubstanz wirkender Einfluss da war, welcher alle Kerne gleichzeitig zur Theilung disponirte.* Ich habe aber schon erläutert[1]), dass dies meinerseits keineswegs im Sinne einer direct- und grobmechanischen Beeinflussung des Kerns durch die Zellsubstanz gemeint gewesen ist, wie sie STRASBURGER jetzt im Auge hat, und dass also dieser Grund noch nicht gegen irgend welche mechanische Mitwirkung der Kerntheilung bei der Zelltheilung spricht.

Dass Zell- und Kerntheilung nicht nothwendig mit einander verknüpft sind, dass vielmehr der eine dieser Processe ohne den anderen verlaufen kann, dies war in der Zoologie bereits angenommen, so lange man vielkernige Zellen und Protisten kannte und durch Kerntheilung erklärte, und wurde völlig sichergestellt, indem BÜTSCHLI, TREUB und ich an den genannten Orten nachwiesen, dass die Kernvermehrung in mehrkernigen Zellen durch indirecte Kerntheilung erfolgt. Wenn also darauf jener Satz noch besonders hervorgehoben worden ist (STRASBURGER, 132a, S. 370), so erschien dies für das Thierreich nicht mehr erforderlich.

Aber gerade die Thatsache, dass in solchen Ausnahmefällen ein Zellkern sich karyokinetisch zu theilen vermag, ohne dass das

1) Näheres s. 38, S. 78—79 ff. und hier, S. 338. Um noch durch ein handgreifliches Beispiel zu erläutern: bei einer Larve finde ich zu gewisser Zeit überall in den Geweben zahlreiche Zelltheilungen, bei der anderen keine. Ebenso ist es z. B. in einem Hodendrüsenlappen, oder in einem Embryosack-Wandbeleg bei Pflanzen. Ich schliesse hier natürlich, dass durch den physiologischen Zustand des ganzen Thieres im ersten Fall, der Drüse oder des Pflanzengewebes im anderen Fall die Disposition gesetzt wird, dass viele Zellen in Theilung treten. Aehnlich muss ich schliessen: wenn ich eine Zelle finde mit acht Kerntheilungsfiguren, alle von gleicher Phase, so muss die Ursache, die die Kerne alle gleichzeitig in Theilung trieb, von der umgebenden Zellsubstanz aus oder durch sie hindurch gleichzeitig auf die Kerne gewirkt haben, sei es nun kurz vorher, ehe die Kerntheilungen begannen, oder schon längere Zeit hindurch, sich summirend. Dies braucht also durchaus nicht so gefasst zu werden, dass das Zellprotoplasma nun ganz grob und materiell, etwa gar durch in den Kern dringende körperlich geformte Theile, diesen zur Theilung anstiften solle, ebensowenig, wie man in den ersten Beispielen voraussetzen wird, dass die ganze Larve auf ihre Zellen, oder die Drüse auf ihre Zellen durch mechanische Anstachelungen oder directe Leitungsdrähte wirken müsste, um sie zur Theilung zu treiben.

umgebende Zellprotoplasma Anstalten zu seiner eigenen Theilung macht, kann doch daran denken lassen, dass in den gewöhnlichen Fällen, wo Zell- und Kerntheilung mit einander verlaufen, der Kern auch für die Zelltheilung eine wesentliche physikalische Rolle mitspielen kann und nicht blos passiv zerlegt wird.

Vorausgesetzt, dass der Kern eine solche Rolle hat — denn zu beweisen ist es noch nicht — so muss andererseits constatirt werden, dass es besonders abweichende Fälle von Zelltheilung giebt (Sprossung, Sporenmutterzellen von Moosen), bei denen die Karyokinese im Kern keine mechanischen Beziehungen zu der Substanztheilung des Zellkörpers haben kann, weil sie nicht gleichzeitig mit dieser verläuft (s. S. 328 u. 355). Es fragt sich, ob man diese Fälle nicht als besonders abweichend entwickelte, abgeleitete oder auf primitiver Stufe stehen gebliebene Formen der Zelltheilung ansehen kann.[1]) —

Zu der Frage, durch welche Momente das Formenspiel der Karyokinese zu Wege kommt, hat PFITZNER (108) eine Hypothese aufgestellt, die ich hier nicht discutire, einerseits, weil ich ihre Voraussetzung — die Molekel-Natur der Chromatinkörner — nicht bewiesen oder annehmbar finde, sodann, weil ich in ihr keine hinreichende Erklärung für den ganzen Vorgang sehen kann.[2]) —

Einen anderen, freilich sehr partiellen Versuch zur Erklärung der Fädenbewegung hat STRASBURGER (133a) gemacht. Er meint, dass die chromatischen Fäden (Kernplattenelemente) an den Spindelfasern erst einen Halt gewönnen, und durch sie bei der Trennung der Tochterfiguren „in die richtigen Bahnen geführt würden.“ Hierdurch wird, wie mir scheint, noch keinerlei Aufklärung geliefert; ich sehe nicht, weshalb eine Schleife nicht auch an einem beliebigen anderen Plasmastrang (vergl. z. B. Fig. 38 oder 42 hier) ihren Halt nehmen könnte, wenn nicht noch besondere Kräfte sie an die Spindel zögen. Positiver ist jedoch der folgende Punkt. Entsprechend meiner früheren Vermuthung (38, S. 51 ff.) nimmt STRASBURGER an, dass in der Sternform (Kernplatte) die einzelnen Schleifen an Spindelfäden geordnet liegen, und sich bei der Trennung der Tochterfiguren an

---

1) Dies würde mit Aussprüchen, die sich bei STRASBURGER (133a) auf S. 105 oben, und S. 106 finden, wie mir scheint, nicht unvereinbar sein.

2) Denn der Satz bei PFITZNER (S. 309 a. a. O.) „warum die Chromatinkugeln überhaupt Fäden bilden, ergiebt sich wohl, die Richtigkeit dieser Auffassung vorausgesetzt, aus denselben Ursachen, aus denen sie gerade diese oder jene Kernfigur bilden: es ist einfach diejenige Form, in der ihre moleculare Thätigkeit zum Ausdruck kommt und kommen muss“, scheint mir doch mit anderen Worten nichts Anderes zu sagen, als: es ist so, weil es so sein muss. — PFITZNER hat übrigens seine Hypothese, die kürzlich von BLOCHMANN (Lit. Verz. III) speciell kritisirt worden ist, mit äusserster Vorsicht und gleichsam nur vorschlagsweise hingestellt.



ihnen entlang verschieben. Und er fasst dies so, dass in den Spindelfäden ein Protoplasmastrom (Hyaloplasmastrom) existirt, von welchem die (chromatischen) Schleifenfäden erfasst und fortgeführt werden.

Diese Auffassung, gegen deren Möglichkeit gewiss nichts einzuwenden ist[1]), kann aber doch nur ein geringes Bruchstück des ganzen Vorganges verständlich machen. Zunächst ist ihre Prämisse nichts Anderes als eine Voraussetzung; denn es bleibt noch unerklärt, warum in den Spindelfäden eine Strömung auftreten muss, die vom Aequator nach den Polen gerichtet ist. Weiter bleibt aber unerklärt, warum vorher die Anordnung und Verdickung des Knäuels im Kern in der Art erfolgt, wie ich dies beschrieben habe und wie es auch im Wesentlichen von STRASBURGER angenommen wird, und warum sich der Knäuel in gleiche Stücke segmentirt. Dies geschieht ja sicher, ehe etwas Geformtes von aussen in den Kern gelangen kann. Sodann ist zu fragen, warum die Schleifen, vor ihrer Sonderung zu den Tochterfiguren, eine centrische Gruppe bilden, die bei so vielen Objecten eine so ausgesprochene Radiärform hat; ferner, warum diese Radiärform, mit den Schleifenwinkeln nach den Polen statt nach der Mitte, dann bei den Tochterfiguren wieder gefunden wird; warum in diesen nachher eine gewundene Fädenordnung wiederkehrt, wie sie beim Mutterkern vorlag, und warum die Enden dieser Fäden wieder mit einander verschmelzen. Endlich, und nicht zum mindesten, bleibt die Frage, vermöge welcher Kräfte sich die Fäden zu Schleifen biegen, mit ihren Umbiegungen an die Spindelfasern zu liegen kommen, und weshalb sie in der Weise, wie es STRASBURGER jetzt beschrieb, die Umbiegungsstelle an sich entlang wechseln lassen. STRASBURGER spricht von einer „Eigenbewegung" der Schleifenfäden. Darauf, dass eine solche ebenso gut wie eine passive möglich ist, habe ich bereits hingewiesen (36, S. 229 ff.). Ob sie aber activ oder passiv sein mag, jedenfalls bleibt zu fragen, welches Wesen sie hat. Mit dem Wort amoeboide Bewegung kann man sich nicht einmal für die unregelmässigen Kriechbewegungen einer Wanderzelle begnügen, sondern sucht nach physikalischen Erklärungen, wofür nur auf das schöne Werk ENGELMANN's (28a) verwiesen werden braucht. Hier haben wir aber sogar Bewegungen von bestimmterer Art und Form, denn das liegt doch ausgesprochen in den typischen Umbiegungen zu Schleifen, mag auch deren Ort wechseln, und es liegt vollends in der Längstrennung der Fäden.[2])

---

1) Auch dann, wenn die Spindelfäden ganz oder zum Theil aus dem Kern stammen, wie ich dies festzuhalten habe (S. 226—230), könnten natürlich Strömungen in ihnen verlaufen.

2) Aus diesem Gesichtspunkte habe ich eben an die Möglichkeit gedacht, hier Erscheinungen elektrischer Natur voraussetzen zu können, um doch die



Es bleibt somit noch fast Alles zu erklären, was bis jetzt gefunden ist.

Ueber das physiologische Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung lässt sich, wie das vorher Gesagte zeigt, ebenfalls noch nicht zu einem endgültigen Schluss kommen. Es beweisen die Theilungserscheinungen bei sprossenden Protisten (s. oben), sowie bei Sporenmutterzellen von Moosen (Strasburger) hinreichend, dass die Karyokinese kein nothwendiges, cellular-physikalisches Hülfsmittel bei jeder Theilung eines Zellenleibes oder Protoplasmakörpers sein braucht. Dass sie aber ein solches Hülfsmittel bei der gewöhnlichen, indirecten Zelltheilung ist, der Kern dabei also nicht blos passiv beeinflusst zu nennen ist, bleibt vollkommen möglich; es ist bis heute nicht bewiesen, und nicht wiederlegt.

Da hier nur der Zweck verfolgt wird, den Thatbestand an Beobachtungen möglichst klarzulegen, so speculire ich an diesem Ort nicht über etwa mögliche Erklärungen. Die einzige theoretische Betrachtung, die ich hier noch anfüge, wird gemacht, weil ich in dem betreffenden Punkt nicht missverstanden werden möchte, freilich auch zugleich, weil ich meine, dass er noch einmal grösseres Interesse für die Physiologie der Kerntheilung erlangen kann.

Als eine „Construction zur Erleichterung des Verständnisses" habe ich früher (36) das Schema gezeichnet, das hier in Fig. VI, Taf. VIII reproducirt ist, und die Erläuterung hinzugefügt: man könne sich den Lagewechsel der Fäden so vorstellen, dass in 1. daselbst die Winkel der Schleifen von einem Punkt im Centrum attrahirt würden, in 4. dagegen von je einem Punkt in einem Pol. Es ist dies, wie gesagt, keine Hypothese über das Kräftespiel, sondern lediglich ein Schema zur Veranschaulichung der thatsächlichen Fädenlagen.

Als solches steht es nun heute ebenso berechtigt da, wie damals, es würde nichts davon genommen, sondern nur noch etwas dazu gesetzt, wenn man jetzt nach Strasburger noch zwischen 2. und 3. die Zustände Fig. I, h, i einschieben will.

Ueber die Verwendung einer „Attraction" aber in diesem Schema füge ich eine Erläuterung hinzu, die mir nicht nach fremden, sondern rein nach eigenen Erfahrungen nöthig scheint.

Hoffnung auf einige Vergleichspunkte mit der Muskelbewegung zu erhalten; und deshalb scheint mir die Auffindung der Körnelung in den Fäden durch Balbiani und Pfitzner so besonders interessant und wichtig, weil sie hierfür Anknüpfungen versprechen kann.

An sich hat die Vorstellung, dass die Schleifen wirklich durch Attractions- resp. Repulsionskräfte bei ihrem Lagewechsel gerichtet werden, nichts Unzulässiges. Dass die Schleifen in der Mutterfigur (Schema Ie, VI1 u. IV) wirklich mit dem Winkel centrirt stehen, und insgesammt also eine Sternform mit trichterförmig eingetieften Polseiten bilden, ist bei Thierzellen eine ganz klare Thatsache; bei vielen Pflanzen sind die Schenkel zwar sehr ungleich lang, die Centrirung geschieht nicht zu einem Punkt, sondern zu einem Mittelfeld, aber monocentrisch-radiäre Formen kann man auch diese nennen, wie es der Vergleich von Fig. VIIf, VIIId mit Ie wohl zeigt.

Dass die Fäden in diesen Stadien die Form von Schleifen haben, mit einer Umbiegungsstelle und zwei Schenkeln (gleichlang oder ungleichlang), ist ebenfalls eine Thatsache. Man kann sie jetzt nicht erklären, aber sie ist da und man kann mit ihr rechnen.

Nun ist es denkbar, dass in einem solchen lebenden Faden von weich-elastischer Consistenz, wenn er an einer Stelle umgebogen liegt, in der That die physikalische Gesammtbeschaffenheit des Stranges an der Umbiegungsstelle eine andere ist, als an den Schenkeln. Denn an der Umbiegungsstelle werden an einer Seite die Molekeln — oder wenn wir grössere Dinge nehmen wollen, die Chromatinkörner — etwas näher aneinander gerückt liegen können als an der anderen. Hierdurch könnte also wirklich ein physikalisch verschiedenes Verhalten des Winkels gegenüber den Schenkeln bedingt sein, und es könnte damit zusammenhängen, dass die Winkel von den achromatischen Fäden attrahirt, und ferner, dass sie von den Polen angezogen oder abgestossen würden.

So ist der Möglichkeit, dass es sich bei der Schleifenbewegung um Anziehungen oder Abstössungen handeln könnte, wohl ein Recht gewahrt. Und hiermit komme ich zu dem Punkt, der hier klargestellt werden sollte. Wenn solche Kräfte wirklich anzunehmen sind, so möchte ich jetzt für die monocentrische oder Sternform (Fig. Ie, VI 1 u. 2) nicht mehr annehmen, dass sie durch eine Attraction von einem Punkt im Centrum der Aequatorialebene zu Stande kämen, sondern eher, dass sie durch eine Repulsion von den Polen bedingt würden. Hierzu bestimmt mich Folgendes:

Es scheint mir nicht sicher, dass es im Beginn der Theilung in der Zellensubstanz eine monocentrisch-radiäre Anordnung überhaupt giebt. Auf die frühere Annahme eines solchen einfachen Aster in der Zelle, die nach Befunden Anderer an Eiern motivirt schien, hatte ich vor längerer Zeit (34, S. 421—422) die Vermuthung basirt, dass diese einfache Zellstrahlung und die Sternform der chromatischen Figur das gleiche Centrum im Mittelpunkt der Zelle hätten und somit beide die directen Folgen einer und derselben, radiären

Kraftwirkung wären. — Seitdem haben mir eigene Prüfungen an Eiern (38, S. 32—33, 35) gezeigt, dass die Zellstrahlung während des ganzen Theilungsverlaufs niemals rein monocentrisch gewesen zu sein braucht[1]), sondern vielleicht gleich von vornherein dicentrisch auftritt, entsprechend eben der Anlage der Pole (vergl. Taf. VII, Fig. 4—6 und 12). Jedenfalls aber ist sie polar-dicentrisch zu der Zeit, wo die chromatische Figur des Kerns Radiärform hat (Mutterstern, Taf. VII, Fig. 7, 8, Taf. III b, Fig. 39, Taf. VIII, Fig. IV). Dies wurde schon in 38 a. a. O. geltend gemacht.

Hiernach kann man also die um diese Zeit stattfindende doppelte Strahlung im Zellkörper und die Sternform der Kernfigur offenbar nicht durch Attraction gegen ein gemeinsames Centrum erklären. Sondern man muss, wenn überhaupt Attractions- oder Repulsionscentren in Frage kommen sollen, entweder annehmen, dass ein besonderes attrahirendes Centrum für die Schleifenwinkel im Mittelpunkt der Theilungsaxe besteht, noch ausser den Polcentren; oder dass die Winkel der Schleifen um diese Zeit durch eine Repulsion von den Polen her in ihrer centrischen Lage gehalten würden.

Dies soll keine Theorie, keine Hypothese sein, es ist nur eine Anschauung, die vielleicht einmal zu einer brauchbaren solchen helfen kann.

DREIUNDZWANZIGSTES CAPITEL.

Fragliche freie Zell- und Kernbildung.

Ueber diese Frage habe ich keine positiven eigenen Erfahrungen und kann also nur diejenigen Anderer zusammenstellen. — Die Zell- und Kernbildungshypothesen von Schwann und Schleiden und andere ältere haben heute nur noch historisches Interesse; hier werden nur solche Befunde oder Deutungen berücksichtigt, die schon auf moderneren Beobachtungsmitteln beruhen.

In einem Aufsatz, der sich speciell auf die Regeneration des Epithels bei Wirbelthieren bezog (37), bin ich vor 2 Jahren zu dem Resultat gekommen, dass eine wirkliche freie Kernbildung und Zellbildung[2])

1) Anders im ruhenden Eierstocksei, wo sie es zu sein scheint (Fig. 18, Taf. I).

2) Darunter ist hier, im Sinne von Schwann und überhaupt im Sinne der gesammten Zoo-Histologie, verstanden: freie Kernbildung = Entstehung eines Zellkerns gewöhnlicher Art, wo vorher kein solcher war, sei es in der

so oft sie auch angenommen ist, noch niemals nachgewiesen wurde. Indem ich diesen Satz aufstellte, und in den Worten ausdrückte: „Omnis nucleus e nucleo, so viel wir bis jetzt wissen“ (S. 363 a. a. O.), habe ich aber an derselben Stelle die Möglichkeit einer freien Zellbildung und freien Kernbildung, für Gegenwart und Vergangenheit, ausdrücklich festgehalten und ebenso die Hoffnung, „dass sich die Bedingungen für solche Vorgänge einst werden näher erkennen und künstlich nachahmen lassen.“ [1]) Das ist auch jetzt meine Ansicht, und ebenso, dass es sich bei weiterer Verfolgung dieser Frage darum handelt, die Beweiskraft jeder Beobachtung aufs Genaueste zu prüfen, ehe man sie als einen Fall freier Kern- oder Zellbildung hinnimmt und verwerthet. Manches in der jetzt besprochenen Literatur zeigt, wie angemessen dies ist.

Es werden zunächst Angaben erwähnt, bei denen es sich um reine freie Zellbildung handelt, also solche, wo keine vorherige freie Kernbildung ins Spiel kommt. Hierhin gehört die von Wissozky über die Entstehung rother Blutzellen beim Hühner- und Säugethierembryo, enthalten in dem Aufsatz, welcher die Eosinreaction auf Hämoglobin bekannt gemacht hat (152). Er schildert die Gefässanlagen (besonders aus der Allantois) als zusammenhängende Hämatoblastennetze, mit nicht in Zellen abgegrenztem Protoplasma, in welchem einzelne Partien hämoglobinhaltig werden (durch Eosinreaction markirbar), und sich zu rothen Blutkörpern abgrenzen, die nachträglich einen Kern enthalten. Diese Auffassung und die Abbildungen Wissozky's stehen bis jetzt, soviel ich weiss, unwiderlegt da. Wenn sie in der That keiner anderen Deutung fähig sind, als der genannten, so müsste angenommen werden, dass die rothen Blutzellen beim Embryo sowohl auf solchem Wege freier Zellbildung, als auf dem Wege (indirecter) Zelltheilung entstehen. Denn letztere ist ja bei ihnen schon nach Remak's und Bütschli's (23) Befunden gesichert und wird weiter gestützt durch die Theilungen bei Amphibienlarven.

Nach einer Darstellung E. van Beneden's (14) bilden sich die wurmförmigen, sowie die infusorienförmige Keime (also Dinge von Zellencharakter) bei den Dicyemiden auf dem Wege freier Zellbildung. Erstere entstehen in dem Protoplasmanetz der Axialzelle, in ihnen sieht man anfangs ein punktförmiges Kügelchen, um dieses bildet sich ein Kern (S. 41 a. a. O.). — Die infusorienartigen Keime bilden sich in besonderen, germigenen Zellen, ohne dass deren Kern dabei mitwirkt; die Kerne der Keimzellen treten neben diesem frei im Protoplasma auf, um jeden her ist eine radiare Strahlung zu sehen, um jeden grenzt sich dann eine Keimzelle ab (S. 52, 61 a. a. O.). — Eine freie Kernbildung nahm van Beneden ferner bei Gregarina gigantea an (12a).

Substanz einer Zelle, oder auch in einem nicht morphologisch organisirten Blastem; freie Zellbildung = Entstehung einer Zelle in einem Blastem letzterer Art, oder doch Abgrenzung einer solchen, ohne vorherige Anwesenheit eines Kerns, in einer Protoplasmamasse.

Dies fällt also nicht zusammen mit der Definition von „freier Zellbildung“, welche in der Botanik üblich ist (s. S. 192 Anm. 1).

1) Da all diese Vorsicht nicht gefruchtet hat, indem mir von verschiedenen Seiten der Satz „omnis nucleus e nucleo“ ohne jeden Rückhalt zugeschrieben worden ist, musste ich mir gestatten, Obiges hier nochmals zu citiren.

Die übrigen Fälle betreffen, wie schon zum Theil der letztere, vorgängige freie Bildung eines Kerns, mit nachträglicher Abgrenzung einer Zelle um ihn her.

Ein solcher Fall, einer der frühest-beschriebenen und bekanntesten, auf Grundlage dessen manche der folgenden Ansichten über freie Kernbildung im Ei von Arthropoden erst construirt worden sind, darf jetzt als beseitigt angesehen werden: die früher von WEISMANN angenommene freie Kernbildung im Keimhautblastem bei Dipterenembryonen (148) ist jetzt durch WEISMANN selbst, nach sorgfältigster erneuter Prüfung, dahin kritisirt worden (149), dass sie nicht mehr gelten kann; man vermag hier mit ihm nicht mehr daran zu zweifeln, dass die freie Kernbildung nur scheinbar, und vielmehr die Abstammung aller Embryonalkerne vom Eikern durch (indirecte) Theilung anzunehmen ist. Letzteres war bekanntlich von mehreren Seiten (so MECZNIKOW, 97 a)[1]) festgehalten worden, erhielt aber nun durch WEISMANN selbst, besonders an den Eiern von Biorhiza (Taf. XI a. a. O.). einen festen positiven Nachweis. — Hiermit sind alle sonstigen Angaben[2]), nach welchen die anscheinende freie Entstehung von Kernen im Insectenei vorausgesetzt werden könnte, der gleichen Kritik unterworfen und also nicht beweisend zu finden, weil in keiner davon die Entstehung der Kerne durch Theilung wirklich ausgeschlossen ist.

So muss auch jetzt an allen früheren Deutungen gezweifelt werden, welche dahin gingen, in Eiern anderer Thiere den ursprünglichen Kern (Keimbläschen) untergehen, und die weiteren Kerne durch freie Bildung entstehen zu lassen[3]), nachdem wir gesehen haben, wie ungünstig hier die Verhältnisse für Feststellung der indirecten Theilung sind, und nachdem diese in Fällen nachgewiesen wurde, wo man sie früher vermisste.[4]) Es kann nach alledem nicht gerade wahrscheinlich aussehen, dass ein Ei anders proliferiren sollte als mit indirecter Kerntheilung.

Freilich bleiben hier, für die weitere Eientwicklung, noch immer die merkwürdigen Verhältnisse bei Wirbelthierkeimen aufzuklären, welche, namentlich beim Fischkeim, so vielfach Beschreibung gefunden haben.[5]) Es handelt sich um das anscheinend freie Auftreten von Kernen in der Protoplasma-Rindenschicht des schon gefurchten Keims bei Knochenfischen; die Schicht, die HIS (a. a. O.) beim Salmonidenei als Keimwall bezeichnet hat. Die fraglichen Körper sind meistens von den Untersuchern als Zellen aufgefasst worden; für HIS (68 b) ist es fraglich geworden, ob sie nicht als Kerne zu betrachten sind; er bezeichnet sie einstweilen als Parablastkörper. — KUPFFER (85, S. 16 u. 18, Fig. 17) beschreibt in der Dotterrinde unter dem Keim des Schlangeneies in

1) So auch durch GRABER (53 a), BOBRETZKY (18 e, f), LUDWIG (86 b), E. VAN BENEDEN bei Asellus aquaticus, (11 e, S. 66).

2) So AUERBACH (Lit.-Verz. II, 3), Musciden; BALBIANI (9 a).

3) AUERBACH (5) Nematodenei; OELLACHER und ich selbst haben unsere früheren, dahin gehenden Annahmen (100, 31) längst berichtigt (101, 34, 37).

4) Im Nematodenei (vergl. AUERBACH, l. c.) hat MAYZEL (95, 96), im Schneckenei BOBRETZKY (18 a) und MARK (88) die Kerntheilungsfiguren gefunden.

5) C. VOGT (145 b), LEREBOULLET (85 δ), KUPFFER (85 β), VAN BAMBEKE (11), OWSJANNIKOW (101 a), HIS (68 a), HOFFMANN (69 a) und besonders KUPFFER (85 γ) und HIS (68 b); ferner KUPFFER (Reptilienei) 85, erster Theil.

einer tiefsten Schicht des Parablasten „blasse feingranulirte Kugeln ohne wahre Kerne, aber versehen mit 1—2 anscheinend homogonen, intensiv färbbaren Kernkörperchen. Auf diese folgen gegen die Oberfläche hin gleichfalls kugelige Elemente von annähernd derselben Grösse, die in toto lebhaft gefärbt und stärker granulirt sind, aber weder Kerne noch Kernkörperchen aufweisen, und endlich zuoberst am Paraderm Zellen mit wahren Kernen." KUPFFER hat mir freundlich diese merkwürdigen Bilder selbst demonstrirt. Er schliesst aus der räumlichen Lagefolge, dass die erstgenannten Gebilde die primitiven Formen seien, und sich durch die zweite Form zu wahren kernhaltigen Zellen der dritten heranbildeten (S. 19). Die umgekehrte Annahme — dass die erste Form einer Rückbildung entsprechen könnte — erscheint ihm zu haltlos, um sie zu discutiren. — HIS lässt die Entstehungsgeschichte der Parablastkörper im Fischei noch unentschieden, vertritt jedoch für das Hühnerei die Bildung neuer Zellen innerhalb von Dotterkugeln, die vom Protoplasma des Keimwalles umwachsen worden sind (68 b, S. 85).

Offenbar sind diese Beobachtungen von besonderem Gewicht für die Annahme einer freien Zell- bez. Kernbildung. Man darf aber wohl sagen, dass der wirkliche Nachweis einer solchen auch durch sie noch nicht vorliegt.

Aehnlich verhält es sich mit anderen, welche die Epithelregeneration beim Wirbelthier betreffen. J. ARNOLD (4 α) gelangte beim Studium des Ersatzes epithelialer Substanzverluste an der Froschhornhaut und Froschzunge zu dem Schluss, dass die Epithellücke sich mit einer feinkörnigen Substanz füllt, aus welcher — also auf dem Wege wirklicher freier Zellbildung, einer Art Furchung — die neuen Epithelzellen zunächst kernlos entstehen; nachträglich treten in ihnen Nucleolen, dann um diese Kerncontoure auf. Die nächstfolgenden Untersucher gleicher Objecte, EBERTH (28) und F. A. HOFFMANN (69 b), ebenso KLEBS (73), haben den ersten Theil dieses Schlusses nicht bestätigt, leiten vielmehr die neuen Zellen von den präexistirenden an den Verlusträndern, oder von Ueberbleibseln ab; in Bezug auf die Kerne lässt jedoch EBERTH die Möglichkeit einer freien Bildung zu, und KLEBS nimmt solche an und beschreibt sie speciell, als unter Radienbildung verlaufend. Auch MAYZEL hat für den Epithelersatz an der Hornhaut die freie Kernbildung vertreten (90 und weitere Arbeiten). Durch seine Güte habe ich Präparate gesehen, die in der That für solche sehr zu sprechen scheinen: Bilder, die den ARNOLD'schen sehr ähneln. An den Rändern der Substanzverluste sind in den Zellen meist gutbegrenzte Kerne mit Nucleolen zu sehen, hier und da aber blasse, matt färbbare, undeutlich begrenzte Flecken; dabei sind zwar eine Strecke weit vom Verlustrand oft Kerntheilungsfiguren zu finden, merkwürdiger Weise aber nicht an diesem selbst. Und dies hat MAYZEL bei sehr zahlreichen Experimenten stets gleich gefunden.

Es wäre angesichts dieser Dinge vollkommen unberechtigt, das Vorkommen freier Kernbildung zu läugnen. — Doch scheint mir, dass man es auch hier noch nicht für erwiesen halten kann, sondern zu berücksichtigen hat, dass die abnormen Verhältnisse in einer Gewebswunde auch Veränderungen der Zellen mit sich bringen könnten, welche mit einer Zellenneubildung vielleicht doch nichts zu thun haben, und welche gerade den besprochenen Bildern zu Grunde liegen könnten.

Von CADIAT (24α) wurde im vorigen Jahre beschrieben, dass die GRAAF'schen Follikel sich auf Grund je einer „Ovoblastenzelle" bilden sollen: aus einer solchen entstehe das Ei und, durch Sprossung von diesem aus, das Follikelepithel, in den Sprossen bilden sich freie Kerne um vorher entstandene Nucleoli, und es sollen sich dann die Zellen von einander abgrenzen.

Anders hatte früher BALFOUR (10) die Follikelbildung bei Selachiern aufgefasst: es soll hier allerdings ein Bildungsmodus vorkommen, bei dem in den primitiven Einestern die Zellen durch Verschmelzung eine gemeinsame Masse bilden, die Vermehrung der Kerne aber führte BALFOUR (der hier schon Theilungsfiguren richtig sah) auf Theilung zurück.

OBRASTZOW (99a) hat kürzlich die eigenthümliche Mittheilung gemacht, dass die blassen Zellen und Hämatoblasten des Knochenmarks während des Lebens keinen Kern, sondern die Kernsubstanz gleichmässig in sich verbreitet enthielten, und dass eine Kernbildung in ihnen als postmortale Erscheinung erfolge. Die Angabe gehört also eigentlich nicht hierher, wo es sich um physiologische Kernbildung handelt, ist aber interessant dadurch, dass OBRASTZOW offenbar richtig radiäre Kerntheilungsfiguren beobachtet und nur nicht entsprechend gedeutet hat (seine Fig. 2, wohl auch 4); er fasst sie als „radiäre Kernbildungen" und will merkwürdiger Weise meine (34) und PEREMESCHKO's (104, 105) sternförmigen Kernfiguren von rothen Blutzellen der Amphibien damit in Vergleich ziehen, welche doch unzweifelhafte Kerntheilungen sind. Solche werden auch OBRASTZOW's Bilder sein; ich erlaube mir diese Annahme nach eigenen vielfältigen Untersuchungen des Knochenmarks (s. S. 289—290), bei denen ich solche auch am ganz frischen Präparat vom eben getödteten Thier reichlich fand (vergl. BIZZOZERO (18c[1]).

Die Beschreibungen STRICKER's (134) über temporäres Entstehen und Verschwinden von Kernen in Leukocyten wurden schon oben (S. 93) besprochen; ebenso die von FROMMANN (49a).

Es bleiben die Anschauungen über physiologische Epithelregeneration, die von LOTT (86) und DRASCH (26, 27) vertreten wurden. Das Corneaepithel und Trachealepithel soll, kurz gefasst, in der Weise wachsen, dass Zellen der tiefen Lage sich mit ihrem Vordertheil abschnüren, ein Fusstheil („Rudiment") zurückbleibt, in diesem sich frei ein Kern bildet, und an der so entstandenen Zelle der Process sich wiederholt. Ich habe in dem Aufsatz 37 zu zeigen gesucht, dass die Annahme einer solchen freien Kernbildung nicht nothwendig ist und die Epithelneubildung an Cornea und Trachea durch Zelltheilung erfolgen kann, wie dies anderswo (Hautepithel der Amphibien) die motivirteste Annahme ist. DRASCH (27) hat dem gegenüber seine Ansicht vertheidigt und festgehalten.[1])

1) Die Antwort hierauf, die ausführlicher sein müsste, als an dieser Stelle möglich, bleibe ich DRASCH noch einige Zeit schuldig, da von anderer Seite die Regeneration des Trachealepithels, zugleich mit Rücksicht auf pathologische Zustände, in Arbeit genommen ist, deren Abschluss ich abzuwarten habe. Hier bemerke ich vorläufig nur dies: meine apodiktische Behauptung, dass man mit den geeigneten Mitteln im Trachealepithel Kerntheilungen finden würde, hat sich in der letzten Arbeit DRASCH's zwar nur durch eine Zelle bewahrheitet, ich habe dagegen an der ersten Hundetrachea, die ich untersuchte, in den ersten zehn Schnitten drei gefunden, und Dr. BOCKENDAHL hat mir in den ersten Tagen

Was Pflanzen betrifft, so darf man wohl alle früheren Angaben über freie Kernbildung als unzulänglich ansehen, nachdem der erfahrenste Untersucher pflanzlicher Zellvermehrung, STRASBURGER (132 a, S. 244), zu dem Urtheil gelangt ist, dass eine solche bei Pflanzen nicht existirt.

Dem Ausspruch HENLE's (60, S. 421): „die freie Zellenbildung kann nur auf negativem Wege bewiesen werden", muss man gewiss zustimmen'; wenigstenss würde es ein grosser Glücksfall sein, oder es würde Objecte und Methoden verlangen, die sich heute nicht ahnen lassen, — dass man sie einmal wirklich *sehen* sollte, vorausgesetzt dass sie existirt. Dasselbe gilt für die freie Kernbildung. Deshalb wäre es höchst unbillig, zu verlangen, dass ihre Vertheidiger sie am lebenden Gewebe beweisen sollen. Und ebenso unberechtigt wäre es, sie in Abrede zu nehmen, was ich, wie gesagt, nicht thue. Aber es scheint der richtige Weg, zu bezweifeln, was sich bezweifeln lässt, um durch den Streit der Meinungen näher an die Wahrheit zu kommen.

VIERUNDZWANZIGSTES CAPITEL.

Ueber die Benennungen und Vorschläge zu ihrer Verbesserung.

Im Text habe ich mich meistens an diejenigen Bezeichnungen gehalten, die bis jetzt in der Literatur dieser Gegenstände gebräuchlich geworden sind. Viele von ihnen können aber verbessert werden. Dies habe ich in der Beschreibung noch nicht thun wollen, um dem Leser diese nicht durch neue Worte zu erschweren, und auch um den Schein zu vermeiden, als ob ich Freude an der Fabrication neuer Termini hätte. Ich halte sie vielmehr für ein nothwendiges Uebel. Es kann sein und ist sehr wünschenswerth, dass in einigen Jahrzehnten die heutigen Ausdrücke durch bessere, d. h. physiologische und chemische ersetzt sein mögen, und dass man dann weder

seiner Arbeiten von Hund und Kaninchen etwa ein Dutzend vorlegen können. HENLE (60) hat übrigens mit Grund darauf hingewiesen, dass aus physiologischen Gründen eine sehr rasche Regeneration gerade des Flimmerepithels nicht anzunehmen sei. — An der Cornea, für welche DRASCH ja den gleichen Regenerationsmodus annahm, wie bei der Trachea, habe ich selbst (38 und hier), und besonders dann VOSSIUS (146) indirecte Theilungen in solcher Reichlichkeit gefunden, dass die Annahme einer freien Kernbildung hier schwerlich erforderlich scheint. — Dies nur zu vorläufiger Motivirung dafür, dass auch die wohldurchdachten Gründe, die DRASCH jetzt entgegenstellt, meine frühere Meinung nicht ändern können.

von Kernplatten und Kernspindeln, noch von Kerngerüsten, chromatischen und achromatischen Figuren, Knäuel- und Sternformen mehr reden wird. Darauf kommt nichts an; das Wesentliche sind die Beobachtungen, nicht die Worte, mit denen man sie beschreibt. Aber auf diesem neuen Gebiet bleibt noch viel Beschreibung nöthig, und so lange das so ist, sollte man sich über möglichst kurze, anschauliche und international brauchbare Namen einigen, und der Synonymik nach Kräften steuern. Man spart damit eine Menge von Missverständnissen, die sich mit Vorliebe an den blossen Klang von Worten zu heften pflegen.

In diesem Sinn sind die folgenden Vorschläge gemacht; ich schone dabei manche von mir construirte Namen nicht, erlaube mir aber auch die von Anderen gewählten zu kritisiren.

Die betreffenden griechischen Worte sind so kurz gewählt, wie sie sein konnten, ohne sprachlich-schlecht zu werden, und der Art, dass sie im Englischen und den romanischen Sprachen ohne Weiteres benutzt werden könnten.

Die Namen, welche hier ganz neu proponirt sind, werde ich selbst nicht eher allgemein brauchen, als bis sich etwa zeigt, dass sie in der Literatur Anklang finden. Zeigt sich dagegen, dass man glaubt, zunächst ohnedem und mit den vorhandenen auskommen zu können, so werde ich mich ebenso behelfen. Auf alle Fälle aber wollte ich diese Vorschläge nicht versäumen.

Zellsubstanz.

Die Bezeichnungen für den Zellkörper im Ganzen, dessen Benennung als Plastis man leider immer noch nicht durchsetzen kann, sind im Cap. 13 erörtert.

Für das Fadenwerk im Zellkörper schlug ich das Wort Mitom (*μίτωμα*) vor, gleichbedeutend mit Kupffer's Protoplasma, für die Substanz zwischen den Fäden (Interfilarmasse): Paramitom (Paraplasma Kupffer). Siehe S. 77 hier und folg. —

Strasburger braucht in seiner letzten Abhandlung (133a) für das, was bisher Protoplasma (des Zellkörpers) genannt zu werden pflegt, das Wort Cytoplasma. Für den Fall, dass man jene Namen nicht benutzen will und an dem „Plasma" festhält (vergl. Cap. 14), würde mir das Cytoplasma immer schon als ein Fortschritt erscheinen, da damit wenigstens die geformte Substanz der Zelle von der des Kerns unterschieden wird. Letztere würde dann im Gegensatz dazu Karyoplasma (oder, wenn eine Vox hybrida vorgezogen werden soll, Nucleoplasma, van Beneden, Strasburger) heissen können.

Kern.

Das Gerüst oder Fadenwerk im Kern würde sich nach Obigem einfach Mitom des Kerns nennen lassen; wo man es besonders von dem der Zelle unterscheiden will: Karyomitom (gegenüber Cytomitom). Die anscheinend ungeformte Substanz im Kern nenne ich nach Kölliker (III, 76) und R. Hertwig (II, 56) Kernsaft, die achromatische Hülle des Kerns Kernmembran, obschon sie sehr wohl eine Verdichtungsschicht der Zellsubstanz sein kann (siehe hierfür S. 167, 170, 175 ff.). — Will man auch für Kernsaft einen griechischen Ausdruck, so könnte er Karyenchym lauten.[1])

Sollte sich weiter ganz sicherstellen lassen, dass es Kerne giebt, die separate Körner und keine zusammenhängende Fadenwerke führen, so würden jene Namen darauf nicht passen und durch „Kernstructur" „Innenkörper" für solche Fälle zu ersetzen sein. Sie passen aber auf so viele, dass man sie wohl in den Vordergrund stellen darf.

Dass ich mich nicht entschlossen habe, den Ausdruck „Kernsubstanz" für alle geformten Dinge des Kerns (also Fadenwerk und Nucleolen in toto) anzunehmen (36, S. 154; hier S. 99, 163 u. a.) gereut mich nicht. Nach dem Befund von Balbiani und Pfitzner, dass sich in dieser „Kernsubstanz" die chromatischen Theile als Körnchen darstellen, hat Strasburger sich bereits veranlasst gesehen, in derselben „Nucleohyaloplasma" und „Nucleomikrosomen" zu unterscheiden (133a). Von den Nucleolen wissen wir nicht, ob in ihnen diese Vertheilung des Chromatins in gleicher Form vorliegt, wie im übrigen Fadengerüst, ferner nicht, ob das achromatische Substrat in ihnen das gleiche ist wie dort, drittens nicht, ob sie sich nicht überhaupt chemisch vom Gerüst unterscheiden; dies ist sogar durch Manches befürwortet (siehe hierfür: Nucleolen, bes. S. 162 ff.). Ich sehe nicht ein, warum man diese Dinge in den Namen Kernsubstanz zusammengreifen soll, und bezeichne lieber morphologisch.

Dass die Nucleolen durch einen besonderen Namen, und zwar wohl am besten durch diesen, unterschieden zu werden verdienen, darüber herrscht ja auch keine besondere Meinungsdifferenz. — Ich halte daran fest, diesen Namen nicht zugleich für Verdickungen, Knoten des Fadenwerks zu brauchen, welche von diesem nicht substanziell unterschieden, und ohne scharfe Abgrenzung sind (siehe S. 138—143); und empfehle ferner, unter eigentlichen Nucleolen nur

1) Denn Enchym und Parenchym, obwohl es leider in Pathologie und Histologie herkömmlich für feste und geformte Dinge gebraucht wird, heisst doch wörtlich nichts anderes, als ein daneben Ergossenes.

solche Körper zu verstehen, die allem Dafürhalten nach Nucleinkörper oder doch Nucleinverbindungen oder -Modificationen enthalten (also bedeutend chromatisch sind; denn dies dürfen wir wohl jetzt als eine Art Nucleinreaction betrachten), nicht aber auf Einschlusskörper der Kerne, welche nachweisbar von der färbbaren Substanz des Kerns chemisch verschieden sind.

Den Ausdruck „Suc nucléaire“ hat E. van Beneden (III, 13, 1875) noch vor R. Hertwig (II, 56) empfohlen, doch deckt sich die Anwendung hier nicht ganz. van Beneden nannte in Bezug auf die Theilungsfiguren die Substanz der färbbaren Figur „essence nucléaire“, alle helle daneben bleibende Masse „suc.“

Was ich unter Chromatin und Achromatin, chromatisch und achromatisch verstehe, ist S. 129 ff. erläutert. Krause (81) und Kollmann (78) geben den Adjectiven chromatophil und achromatophil den Vorzug; sie sind jedenfalls sprachlich genauer als jene; ich blieb bei letzteren der Sylbenersparniss zu Liebe, und weil sie ebenso wenig misszuverstehen sind.

Historisch älter als Chromatin ist der Ausdruck E. van Beneden's: „essence nucléaire“ (s. o.). Ich konnte ihn aber nicht wählen, da im Deutschen einmal mit „Essenz“ der Begriff des Flüssigen oder Flüchtigen verbunden wird.

Strasburger äussert (133a, S. 59), „dass die Namen Chromatin und Achromatin, weil schlecht gewählt, aufzugeben seien.“ Da Strasburger die Terminologie nicht allein zu gestalten hat, so brauche ich dieselben weiter[1]), worin ich mich ja der Zustimmung anderer Histologen erfreue. Sobald Jemand genau wird sagen können, was die färbbare Substanz im Kern chemisch ist, wird ein Name wie Chromatin vielleicht unnütz werden, falls er sich nicht auch dann noch durch seine Kürze empfehlen wird. Bis dahin ist er jedenfalls brauchbar. — „Färbbare Substanz des Kerns“ kann man nicht ohne Weiteres gleichsetzen mit „Nucleo-Mikrosomen“, wie es Strasburger's jetzigen Intentionen entsprechen würde. Denn wenn die färbbaren Nucleinkörper des Kerngerüstes auch ganz in den Pfitzner'schen Körnern resp. Strasburger's Mikrosomen localisirt sind, so wissen wir noch nicht, ob sie in den Nucleolen in derselben Form localisirt sind (s. Cap. 17, II), ausserdem ist noch nicht einmal sicher, ob nicht auch im Kernsaft Substanzen gelöst, aufgequollen oder in chemisch anderer Form existiren können (S. 131, 175), welche nucleinhaltig sind und mit in die Theilungsfiguren eingehen. — Wenn aber auch wirklich ganz feststände, dass die nucleinhaltige, färbbare Substanz im Kern stets in geformten Körnern, Stückchen oder Schei-

1) In dem Sinne, welcher in 36, S. 157, und hier, S. 129 ausgedrückt ist.



ben vorhanden ist (was ich vollkommen möglich halte), so ist nicht einzusehen, weshalb man für diese Substanz nicht den Namen Chromatin brauchen soll, der eine wesentliche Reaction ausdrückt, und der kürzer ist als Nucleo-Mikrosomen. Der letzteren morphologischen Bezeichnung geschieht damit durchaus kein Eintrag.

Das Wort Achromatin habe ich wenig gebraucht, und nicht in dem Sinn, dass damit eine bestimmte Substanz bezeichnet wurde. Die Kritik STRASBURGER's (a. a. O.) ist darin vollkommen richtig, dass dieser Ausdruck zu Verwechselungen Anlass geben kann, weil er sowohl auf nicht-färbbare geformte Theile, als auf den Kernsaft passt. Für letzteren gebe ich den Ausdruck Achromatin ein für alle Mal auf, und verstehe darunter für den Kern ferner nur „das nicht durch Kerntinctionen färbbare, geformte Substrat der Kernstructuren, sowie der Kerntheilungsfiguren, die sich aus diesen bilden.“ Da ich nun aber die Spindelfigur bei der Kerntheilung im Kern sich anlegen sehe, und entweder ganz oder doch mit aus seinen Structuren ableiten kann (S. 220 ff., 227 ff.), so kann ich diese Spindel auch den achromatischen Theil der Kernfigur nennen.

Wenn übrigens die im Folgenden gemachten Vorschläge für die Benennung der Theilungsfigur Anklang finden sollten, so würde der unbequeme Gebrauch der Worte chromatisch und achromatisch sich sehr einschränken lassen.

Zell- und Kerntheilung.

Auf den Namen „indirecte und directe Zelltheilung“, die oben gebraucht und definirt sind (S. 194 und 343), will ich durchaus nicht bestehen. Ich habe sie vom Kern auf die Zelle nur der Bequemlichkeit wegen übertragen, die ihnen wohl nicht abzusprechen ist. Sie haben ohne Frage den Fehler, dass sich das „indirect und direct“ ja nur auf die Vorgänge am Kern bezieht, während es Fälle giebt, wo der Zellkörper sich theilt oder zu theilen beginnt ohne gleichzeitige Mit-Theilung des Kerns (Sprossung bei Protisten, Capillaren, Anthoceros). Diese müssten dann eben entweder bei „Zelltheilung ohne Kerntheilung“ mit angeordnet werden, oder als besondere, abgeänderte Formen der indirecten Theilung betrachtet werden.

Durch die von mir selbst empfohlenen Namen „indirecte und directe Kerntheilung“ bin ich überhaupt nicht sehr befriedigt, da sie lang sind und über das Wesen der Theilung wenig aussagen. Einstweilen thun sie ihren Dienst, wie der Anschluss anderer Forscher zeigt. Dasselbe gilt für den Ausdruck Karyokinesis (SCHLEICHER) für die indirecte Kerntheilung oder für die Metamor-

phose dabei. Er ist schon so weit in Gebrauch, dass ich ihn hier dem Verständniss zu Liebe viel angewendet habe. Aber er ist der Verbesserung fähig, denn einmal bezeichnet er ja nur „Bewegung im oder am Kern“, und eine solche findet auch bei der directen Kerntheilung statt; sodann sagt er über die nähere Form der Bewegungen und bewegten Theile nichts aus.

Ich würde deshalb vorschlagen, ihn durch Karyomitosis zu ersetzen, welches kurz ausdrückt: „Fadenmetamorphose im Kern.“ Die indirecte Kerntheilung (resp. Zelltheilung) könnte dann kurz Mitoschisis, die directe etwa Holoschisis heissen, oder, wo man besonders ausdrücken will, dass hier Fadenmetamorphose im Kern fehlt, amitotische Theilung.

Man würde dann statt des langen Wortes „Kerntheilungsfiguren“ ferner kurz „Mitosen“ brauchen können.

Historisch verdient übrigens den Vorrang der Vorschlag Mayzel's: „typische Kerntheilung“ für das, was in diesem Buch indirecte genannt ist. — Ich würde den Namen Mitosis nur deshalb vorziehen, weil „typische Kerntheilung“ nichts weiter über das Wesen des Processes aussagt, während „Karyomitosis“ doch schon ausdrückt, dass dabei ein besonderer Vorgang am Fadenwerk des Kerns erfolgt.

Die Benennung der zeitlichen Verlaufsphasen der Kernfigur nach ihren besonders hervorstechenden Formen erscheint so naturgemäss, dass sie nicht erst empfohlen zu werden braucht. Es giebt nur einige Differenzen darüber, welche Formen man wählen soll.

Wir Zootomen haben uns vor Allem an die der chromatischen Figur gehalten. Wir finden die deutlichsten Knäuel- und Sternformen überall in unseren Objecten; nicht blos ich, sondern alle Bearbeiter thierischer Zelltheilung, Mayzel, Eberth, Peremeschko, Klein, Retzius u. A., haben die Formen auf den ersten Blick mit „Knäueln“ und „Sternen“ verglichen und darnach die Phasen benannt. Und wir werden das schwerlich so bald wieder aufgeben, denn es giebt für unsere Objecte keine Ausdrücke, die kürzer und besser abbildend wären.

Ueber die Knäuelformen ist auch kein Streit mehr, sie werden durch Strasburger's letzte Arbeit (133a) ja auch für pflanzliche Zelltheilung allgemein constatirt. — Den Ausdruck Sternformen dagegen vermeidet Strasburger. Einmal wohl mit Rücksicht darauf, dass sie bei pflanzlichen Objecten in der That weniger prägnant und rein sind. Dies gilt besonders für die Muttersternform (Schema, von Pflanzenzellen, Taf. VIII Fig. VIIf, VIIId, sowie Taf. IVb,

Fig. 61, 70, Pflanzenzellen; vergl. mit Schema Fig. Id—g, Fig. IV und Taf. IIIb, Fig. 39—41 von Thierzellen). Meines Erachtens kann man eine Figur von etwa dem Bau wie Taf. VIII, Fig. VIIId wohl auch einen Stern nennen (s. S. 314); noch besser die pflanzlichen Tochterfiguren (Taf. IVb, Fig. 65, 69, vergl. Schema Taf. VIII, Fig. VIIh, VIIIi), besonders bei polarer Ansicht (vergl. etwa Fig. 73 und 74b von Thierzellen; ganz so oft bei Pflanzenzellen). Und bei polarer Ansicht erhalten auch die Mutterfiguren (Fig. 61) einen recht sternförmigen Habitus.[1] STRASBURGER deutet freilich mehrfach an: die Sternformen kämen eben nur dann deutlich heraus, wenn man die Figuren vom Pol betrachte. Ich frage aber, warum man sie nicht vom Pol betrachten soll? Wenn diese Ansicht besseren Aufschluss über Bau und Mechanik der Figur giebt, als die äquatoriale, so muss man sie vorziehen. Und das, worauf es doch bei den Sternformen wesentlich ankommt, die vorher etwa monocentrische Lage der Schleifengruppe in der Mutterfigur[2], und die nachherige polar-dicentrische Lage in den Tochterfiguren[3], das ist zwar bei vielen Thierzellen und auch manchen Pflanzenzellen schon bei äquatorialer Ansicht deutlich, wird es aber erst recht in der polaren (Fig. I, p).

Besonders aber scheint STRASBURGER den Namen Stern für die monocentrische Form deshalb überflüssig zu finden, weil er diese schon in dem Namen Kernplatte einbegriffen hat, für dessen Festhalten er in seiner letzten Abhandlung (133a, S. 71) besonders eintritt. Wie oben erwähnt, nimmt STRASBURGER an, dass vielfach erst in diesem Stadium[4] die zweite Segmentation der Fäden erfolgt; nach dieser nennt er die chromatische Figur „doppelt zusammengesetzte Kernplatte." Die ganze Kernfigur, einschliesslich der achromatischen Spindel, die schon vorher angelegt wurde, nennt STRASBURGER „die Kernspindel"; wo die Kernplatte schon doppelt zusammengessetzt ist „die fertige Kernspindel."

Diese Namen haben die Empfehlung, dass sie die historisch früheren sind. Aber während sie nach Objecten construirt wurden, bei denen sie in der That wegen der plattenförmigen Anordnung der chromatischen Elemente sehr wohl passen[5], sind nun mindestens ebenso

1) Siehe z. B. meine Fig. 21 in 36, und STRASBURGER's Fig. 85 in 133a.

2) Taf. VIII, Fig. Ie, vergl. die Pflanzenschemata.

3) Ebenda l, m.

4) Bei manchen Objecten allerdings schon vorher: Endosperm von Liliaceen, a. a. O. Taf. II, hier Taf. VIII, Fig. VIII, wenigstens kann ich nicht entnehmen, dass STRASBURGER polargestreckte Knäuelformen, wie seine Fig. 76—77, 100—103, in denen seine zweite Segmentation erst geschieht, auch schon Kernplatten nennen wollte.

5) Vergl. beispielsweise hier Fig. 53, 60, 75, 69a.

viel andere Objecte bekannt geworden, bei denen dies nicht so ist, und zwar nicht blos thierische, sondern auch pflanzliche. Chromatische Figuren, wie in Fig. 61 und 70 hier [1]), sind in polarer Richtung ebenso lang oder sogar länger, als in der äquatorialen, nach der sie Platten darstellen sollen; Figuren wie 74 a, Taf. IV und S, 4, 5 (S. 258)[2]) sind Tonnenformen, bei denen wiederum meistens der polare Durchmesser grösser ist, wie der äquatoriale, und die so gewöhnlichen Formen bei Thieren (Fig. IV, Taf. VIII, 39, Taf. IIIb, Schema Fig. I, Taf. VIII) sind schöne deutliche Sterne mit polarer trichterförmiger Eintiefung. Alle diese laden durchaus nicht zu einem Vergleich mit Platten ein. — Noch wesentlicher aber erscheint mir, dass durch die Bezeichnung der betreffenden Stadien als „die Kernspindel" nicht blos diese monocentrisch-radiären Formen, sondern auch die folgenden wichtigen Umordnungsstadien (Fig. 42—43)[3]) einbegriffen, und so zwei verschiedene Gruppirungsphasen zusammengeworfen werden.

Wir können die Botaniker nicht darin stören, diese Bezeichnungsweise weiter zu brauchen, dürfen aber verlangen, dass man auch uns diejenige gestattet, die uns die beste scheint. STRASBURGER's Verdienste um die Kenntniss der Zelltheilung sind so gross, dass ihnen nichts dadurch entzogen wird, wenn man einige seiner Benennungen nicht glücklich findet.

Für den Fall, dass Aussicht auf eine Vereinbarung ist, möchte ich den Vorschlag thun: benennen wir die Spindel (d. h. die achromatische) als das, was sie ist, Spindel oder Kernspindel, aber begreifen wir in diesen Ausdruck nicht die ganze Phase, d. h. auch die chromatische Figur mit ein. Nennen wir die letztere, gegenüber der Spindel, einfach Kernfigur. Dann kann man das „chromatisch und achromatisch" für gewöhnlich ganz sparen, was mir sehr lieb sein würde. Nur lasse man uns Zootomen dann auch zu, dass wir die verschiedenen Formphasen so benennen, wie sie augenfällig aussehen, als Knäuel und Sterne, wobei wir von den Botanikern nicht verlangen können, dass sie den letzteren Ausdruck[4]) übernehmen sollen, wenn es ihnen nicht gut scheint. — Den Namen „Aequatorialplatte" gebe ich, wie schon gesagt (S. 268), sehr gern auf und ersetze ihn durch Metakinese.

---

1) Genau so bei STRASBURGER's eigenen Fig. 81—84, 103—105, 108—110, 113—114 u. a.

2) Welche nach STRASBURGER's Benennung ja auch Kernspindeln mit Kernplatten sein müssen.

3) Denn diese sind doch nach STRASBURGER's Ausdrucksweise auch „Kernspindeln."

4) Für Figuren vom Habitus der 61, 70, Taf. IVb oder VIIId, Taf. VIII.

Für die Knäuel schlage ich die Termini Spirem und Dispirem (σπείρημα, διοπείρημα) vor (S. 195).

Das Wort Aster, Dyaster für die Sternformen der Kernfigur habe ich ungern gewählt. Bekanntlich ist es zunächst von H. FOL für die Strahlungen in der Zellsubstanz bei Eiern eingeführt, und seitdem im gleichen Sinn von vielen Zoologen gebraucht. Andererseits haben es KLEIN, ich selbst und RETZIUS auf die Sternformen der chromatischen Kernfigur (so wie hier S. 195) angewendet. Ich würde dies gern vermeiden und es rein im Sinne FOL's für die Zellradien reserviren, da diese ja im Auftreten nicht zeitlich mit der Sternform der Kernfigur zusammenfallen; es giebt aber kein anderes kurzes griechisches Wort für Stern. Man könnte, wo es auf Unterscheidung ankommt, solche leicht durch die Worte Cytaster und Karyaster bewerkstelligen, wenn man nicht vorzieht, für die Zellstrahlungen, die ja vielfach schon als „Sonnen" benannt sind, ein neues Wort, etwa Heliom oder Aureola, einzuführen.

FÜNFUNDZWANZIGSTES CAPITEL.

Bemerkungen über Reagentien.

Zur Uebersicht werden hier die Behandlungsweisen und Reagentien zusammengestellt, die für Ermittelung des Beschriebenen besonders benutzt worden sind. Um kurz zu sein, verweise ich für alle, die früher schon genauer besprochen sind, auf die betreffenden Stellen.

Behandlung lebender Objecte von Amphibien, Aufzucht von Larven s. II, 28a, III, 34, S. 305 ff.; sowie PEREMESCHKO (III, 103—105), PFITZNER (II, 86), RETZIUS (III, 113).

Fixirungen.[1]) Für Chromsäure, Pikrinsäure, Essigsäure und andere organische Säuren, Salpetersäure gilt, dass die Präparate sich bei längerer Aufbewahrung in all diesen Mitteln, unter bisher uncontrolirbaren Bedingungen, verändern können, und dass also für möglichst naturtreue Fixirung von Structuren am besten nicht zu lange nach dem Einlegen untersucht wird (vergl. S. 106).

Nach längerer Erfahrung über Chromsäure als Fixativ bei

---

1) Wenn im Folgenden von naturgetreuer Fixirung der Figuren gesprochen wird, so stützt sich dies auf Beobachtung sehr vieler lebender Kernfiguren und der unmittelbaren Wirkung der Reagentien auf sie, und auf den Vergleich solcher Objecte mit einer sehr grossen Menge von verschieden conservirten Präparaten.



Wirbelthier- und anderen Geweben finde ich, dass man mit Concentrationen von 1/6—1/2 p. c. gleich gute Fixirungen von Zell- und Kernstructuren erhalten kann, aber sie fallen merkwürdigerweise bei gleicher Concentration und an gleichen Objecten nicht immer ganz gleich gut aus, was ich mir nur durch verschiedene physiologische Zustände des Gewebes erklären kann.

Für viele pflanzliche Objecte ist, wie STRASBURGER mitgetheilt hat, Chromsäure in etwas stärkerer Concentration (1 p. c.) vortrefflich, was ich vollkommen bewährt finde.

Pikrinsäure wirkt bei Thiergeweben gleich gut, ob sie in concentrirter oder schwächerer Lösung gebraucht wird. Essigsäure und Ameisensäure ist hier am besten nicht über 1 p. c. zu nehmen. (Wirkung auf isolirte Kerne vergl. S. 103.)

Salpetersäure in schwacher Concentration ist von ALTMANN empfohlen (III, 2), besonders für Arbeiten an Säugethier- und Vogelembryonen. Die Methode ist, wie mir ALTMANN's schöne Präparate gezeigt haben, vorzüglich, um mittelst nachfolgender Färbung die Theilungsfiguren hervorzuheben und ihre Vertheilung im Keim zu verfolgen. Dagegen finde ich die feinere Conservation der Kernfiguren an diesen Salpetersäureobjecten — und ebenso an solchen aus KLEINENBERG'scher Pikrin-Schwefelsäure — durchweg viel weniger schön, als an guten Chromsäure- oder Pikrinsäurepräparaten, mehr Quellung oder Schrumpfung. — Die stärkere Salpetersäure (bis 50 p. c.), die ich bei Eiern brauchbar fand (38), hat in Geweben nach meinem Befinden keine Vorzüge vor letzteren Säuren.

Beim Suchen nach möglichst guten Fixativen für die Kernfiguren habe ich die von FLESCH[1]) empfohlenen Mischungen von Chromsäure und Osmiumsäure versucht (II, 35), und fand die Conservationen der Form nach sehr gut, aber blass, und Färbungen schwierig. Bei alleiniger Anwendung von Osmiumsäure sind beide Uebelstände noch grösser. — Beim Versuchen vieler weiterer Zusätze fand ich, dass eine geringe Beigabe von Essigsäure (ähnlich auch Ameisensäure oder anderer Säuren) zu Chrom-Osmiumsäuremischungen die Wirkung hat, die schönen und momentanen Fixirungen der letzteren bei vollem Bestand zu lassen, dabei aber die Kernfiguren viel schärfer hervortreten zu machen, als letztere allein es thun. Ferner gelingen Färbungen mit Hämatoxylin, Pikrocarmin und Gentiana an mit Essigsäure fixirten Osmiumobjecten (versteht sich nach reinem Auswaschen) schärfer als ohnedem. Ich habe auch versucht, die Chromsäure fortzulassen und nach dem von EIMER[2]) für andere

1) Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XVI, S. 300.

2) TH. EIMER, Die Wege des Fettes in der Darmschleimhaut bei seiner Resorption. VIRCHOW's Archiv. Bd. XLVIII.



Zwecke empfohlenen Verfahren Essig-Osmiumsäure zu brauchen; die Resultate waren aber weit weniger gut, als bei Mitwirkung von Chromsäure.

Die Mischung, die mir stets die besten Erfolge gab, ist

Chromsäure etwa 0,25 p. c.
Osmiumsäure „ 0,1 „ } in H_2O.
Eisessig „ 0,1 „

An Chrom-Osmiumpräparaten, mit oder ohne Essigsäurezusatz, tritt besonders schön die Dunkelung des Zellkörpers in den sich theilenden Zellen hervor (hier S. 206 ff., Fig. 23, Taf. IIa); sie wird durch Nachdunkelung am Licht oft noch verstärkt.

Weiter versuchte ich Gemische von Pikrinsäure mit Osmium-, sowie mit Essig-Osmiumsäure (in etwa ähnlichen Verhältnissen wie oben, nur die Pikrinsäure concentrirt zu etwa 50 p. c.). Die Erhaltungen sind gerade ebenso treu wie bei den Chromgemischen; die Dunkelung der sich theilenden Zellen ähnlich (wenn die Wirkung nicht zu kurz war), reine Kernfärbungen noch schwieriger als bei Osmiumpräparaten.

Wenn man Osmiumgemische dieser Arten auf lebende Zelltheilungen bringt und nur kurz (etwa 1/2 Stunde) wirken lässt, dann auswäscht und in Wasser untersucht, so hat man Bilder, die den lebendigen Theilungen an Zartheit fast ganz entsprechen, nur dass Alles um ein Weniges verschärft und verdeutlicht ist. (Taf. VI ist unter Zugrundelegung solcher Objecte neubearbeitet. Auf die Körnelung der Fäden, die an solchen sehr deutlich zu sein pflegt, ist auf dieser Tafel keine Rücksicht genommen.) Eine Zeit lang bewahren solche Präparate mit Einschluss in Carbolwasser oder Glycerin ihre volle Zartheit, nach verschieden langer Zeit werden die Figuren aber durch Nachdunkelung härter und schärfer.

Die treue Fixirung der Formen bei diesem Verfahren ist jedenfalls der momentan tödtenden Wirkung der Osmiumsäure zuzuschreiben, die gleichzeitige Verdeutlichung den anderen mitwirkenden Säuren. Dass bei Anwendung blosser Chromsäure und Pikrinsäure vielfach stärkere Schlängelungen, Knickungen, auch Schrumpfungen der chromatischen Fäden vorkommen, als es offenbar der Natur entspricht, erkläre ich mir daraus, dass diese Säuren langsamer tödten und während des Absterbens noch Spielraum für einige Veränderungen lassen.

Man wird im Ganzen die Osmiumgemische bei Zelltheilungsstudien da vorziehen, wo es sich um möglichst naturtreue Formerhaltung der chromatischen Figur handelt; die reine Chromsäure da,

wo man nachher sehr scharfe Tinctionen erzielen will, und es auf geringe Aenderung der Fädenlagen nicht ankommt.

Mit einer weiteren Prüfung der Osmiumgemische in Bezug auf Zellstructuren bin ich beschäftigt. Einiges hierüber, sowie über Gerinnungswirkungen der Osmiumsäure in der Interfilarmasse der Zellsubstanz s. S. 25, 28, 35, 49 ff. — Einiges Allgemeine über Reagentienwirkungen auf Zellsubstanz s. S. 59.

Die achromatische Figur der Kerntheilung kann ich bis jetzt am deutlichsten durch ein Gemisch von

Chromsäure 0,2—0,25 p. c. } in H_2O
Essigsäure etwa 0,1 " }

darstellen, mit nachheriger Hämatoxylinfärbung (viele Figuren auf Taf. IIIa und b). Auch schon ohne Essigsäure sieht man Spindel und Polarstrahlungen an Chrom- oder Pikrin-Hämatoxylinpräparaten in Wasser oder Glycerin oft recht gut, manchmal auch (bei stärkerer Mitfärbung) in Nelkenöl-Lack; auch Strasburger ist diese Mitfärbung der Spindel gelungen (133a, Taf. III). Durch den Essigsäurezusatz wird aber die achromatische Figur noch sehr verschärft (vergl. oben S. 223 ff.). — Die Polarkörperchen zeigen sich besonders scharf an Präparaten aus den Osmiumgemischen; auch die Spindel ist an solchen oft recht scharf, die Polarstrahlungen dabei aber undeutlich oder ganz unsichtbar. — Ganz ähnliche Wirkungen wie im letzteren Fall erhalte ich übrigens nicht selten an blossen Chromsäure-Gentianapräparaten: die Spindel hat dabei einen leicht braungelben Ton, während die chromatische Figur scharf blau und von Polradien nichts zu sehen ist, ganz wie in Fig. 41.

Gemische von Essigsäure-Pikrinsäure, ferner von Essigsäure mit Alkohol 33 p. c. oder in anderen Concentrationen haben mir für die Spindelfigur keine so guten Erfolge gegeben, wie Chrom-Essigsäure. Es bleibt zu bemerken, dass Präparate aus letzterer sich für Safranin- und Anilinfärbungen nicht gut eignen. —

Von der ungünstigen Wirkung chromsaurer Salze auf Kernstructuren und Theilungsfiguren ist in II, 32b, 29 S. 334 ff. und hier S. 108 ff. gehandelt.

Tinctionen. Hämatoxylin wird bei weiteren Studien über Zellstructuren und Zelltheilung noch viel dienen müssen, gerade weil es nicht stets als reines Kernfärbemittel (d. h. für die nucleinhaltigen Theile des Kerns) wirkt. Dies ist zwar bekanntlich bei bestimmter Anwendung der Fall an Präparaten aus Chromsalzen, aus Alkohol, aus Osmiumsäure[1]) u. a., und auch an Chromsäure- und Pikrinprä-

1) Es wird wohl bekannt sein, dass in frisch ausgewaschenen Osmiumpräparaten die Kerne gut und rein Hämatoxylin annehmen, bei längerer Nach-



paraten bei kurzer Färbungsdauer. Färbt man aber letztere in stärkeren Lösungen, oder besser, lange Zeit (24 bis selbst 48 Stunden) in sehr dünnen Lösungen, so erhält man mehr oder weniger Mitfärbung von Theilen, die sonst gegen Alauncarmin, Safranin u. a. nach dem HERMANN'schen Verfahren, oder Essigsäure-Anilinlösungen untingirbar bleiben, mancher Zellstructuren (s. Fig. 25 Taf. IIb) und der achromatischen Figuren (Taf. III). Letzteres, wie gesagt, besonders gut nach Chrom-Essigsäurebehandlung. — Für diese Wirkungen kommt es aber auch auf die Art der Hämatoxylintinctur an. Ich arbeite für derartige Zwecke stets mit solchen, die lange gestanden haben (s. RANVIER, III 110b, p. 481) und an animalen Muskelfasern deutlich die anisotropen Querscheiben färben; Bereitung nach BOEHMER [1]) oder nach GRENACHER [2]); Verdünnung vor dem Gebrauch, prolongirte Färbung.

An Pikrin-Hämatoxylinpräparaten zeigen die Zellkerne oft eine weniger gefärbte Mitte. Dasselbe kommt auch bei anderen Tinctionen von Pikrinpräparaten vor, und nicht selten an Chromsäurepräparaten, welche mit Hämatoxylin überfärbt und dann in der gebräuchlichen Weise mit verdünnter Salzsäure, oder anderen Säuren wieder ausgezogen wurden. In solchem Fall zeigen die Kerne fast stets mehr oder weniger Quellung, welche im ersteren Fall durch das fixirende Reagens selbst [3]) (Pikrinsäure), im zweiten durch die Salzsäure bedingt wird. Diese hellen Mittelportionen sind nicht für Natur zu halten, und nachträgliche Salzsäurebehandlung an Chrompräparaten ist also zu vermeiden, wo es auf möglichst natürliche Erhaltung der Kernstructur ankommt.

Für reine Kerntinctionen, zum Studium von Kern und Kerntheilung, habe ich noch immer die Färbungen nach der BÖTTCHER-HERMANN'schen Methode am besten gefunden, in der Form, wie ich sie früher modificirt habe (s. II, 29a, Näheres über das Verfahren in II, 35: Färbungen mit Safranin, Rose de Naph-

---

dunkelung oder Nachhärtung in Alkohol aber nur schlecht. Wie ich früher mittheilte (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII, S. 826), gelingt dagegen die Färbung auch bei langer Aufbewahrung der Osmiumpräparate gut, wenn letztere in Kalibichromat geschah.

1) Aerztliches Intelligenzblatt f. Bayern 1865. Nr. 38. Siehe bei RANVIER a. a. O. S. 103.

2) Nach der Angabe: 1) gesättigte Lösung von Hämatoxylin cryst. in Alkohol abs.; 2) Ammoniakalaun cryst. gesättigt gel. in Wasser. Von 1) 4 ccm. auf 150 ccm. von 2); eine Woche am Licht stehen lassen, filtriren und mit 25 ccm. Glycerin und 25 ccm. Methylalkohol versetzen. — Vor dem Gebrauch am besten länger stehen zu lassen, bis sich Niederschläge absetzen.

3) Wie oben erwähnt, entstehen bei längerer Wirkung oft Veränderungen, während kurz nach der Einwirkung die Pikrinsäure ein sehr gutes Fixativ ist.

thaline, Dahlia, Fuchsin, Solidgrün, Mauvëin u. a., siehe daselbst.) Seitdem bin ich durch WEIGERT's Freundlichkeit noch mit dem Gentianaviolett näher bekannt geworden: es giebt, bei ganz derselben Anwendung wie Safranin (II, 35) an Chromsäurepräparaten fast noch schönere und schärfere Kerntinctionen wie dies. Da aber der Farbenton der Gentiana dunkler ist als der des Safranins, so ziehe ich letzteres an allen solchen Objecten vor, wo mehrere Lagen Kerne übereinander liegen, da hier durch die tiefe Gentianafarbe leicht zu viel Verdunklung entsteht.

Die essigsauren Methylgrünlösungen, die von FROMANN (II, 42, 43) und STRASBURGER (133a) benutzt sind, finde ich für directe Färbung frischer Präparate, namentlich unter dem Deckglas, gleichfalls sehr gut brauchbar. Die Färbungen halten sich aber nicht lange. Ebenso ist es mit dem von WEIGERT und MAYZEL eingeführten Essigsäure-Bismarckbraun (s. II, 35). Gleich brauchbar für solchen Zweck finde ich essigsaure Lösungen von Gentianaviolett, die noch den Vorzug längerer Haltbarkeit haben; bei Einschluss in Glycerin sind mir solche frischgefärbte Gentianapräparate nach einem Jahr zwar merklich abgeblasst, aber immer noch recht gut tingirt. Ferner ist das SCHNEIDER'sche essigsaure Carmin (122; 38) für frische Kernfärbungen sehr zu empfehlen.

An dauernder Haltbarkeit finde ich die in Damarlack montirten Färbungen mit Safranin und Naphtalin noch immer obenanstehend: Präparate dieser Art von 1878, obwohl sie oft lange am Licht gelegen haben, sind noch genau so scharf gefärbt wie damals, während gleich montirte Chromsäure-Gentianapräparate nach einem Jahr schon ein wenig verloren haben. Noch mehr tritt letzteres an Hämatoxylinpräparaten ein, und zwar sowohl bei Harz- als Glycerineinschluss.

Für Objecte, die bei Uebertragung aus Nelkenöl in Damarlack oder Canadabalsam der Schrumpfung und Faltung ausgesetzt sind, empfehle ich statt dessen Einschluss in verharztem Terpentinöl, welches sich gut mit Alkohol mischt und in das sie also aus diesem, unter allmählicher Mischung mit Terpentin, übertragen werden können (s. S. 315, Anm.).

SECHSUNDZWANZIGSTES CAPITEL.

Kurze historische Uebersicht der Literatur über Zelltheilung.[1]

Ueberblick.

Vom Anfang der 40er Jahre an: Bestreitung der kurz zuvor durch SCHLEIDEN und SCHWANN vertretenen Lehre von der freien Zellbildung, Aufstellung der Lehre von der Zelltheilung (in der Botanik schon früher). Die Zelltheilung wurde dabei in dem Sinn gefasst, wie auf S. 343, Anm. 1 oben erläutert: vorherige directe Kerntheilung. Bestand dieser Lehre, als vorwiegend gültiger, auf zoologischem Gebiet bis in den Beginn der 70er Jahre; während einzelne indirecte Kerntheilungen beobachtet, aber noch nicht sachgemäss gedeutet wurden.

Daneben tritt aber schon seit Mitte der 40er Jahre die Anschauung auf, dass der Kern vor oder bei der Zelltheilung sich deconstituire oder schwinde, besonders in der Botanik gewann diese Ansicht Boden; in der Zoologie wurde die Frage vielfach auf das Ei beschränkt (Schwinden oder Persistenz des Keimbläschens).

1873 erste vollgültige Entdeckung der Kernmetamorphose bei der gewöhnlichen (indirecten) Zelltheilung (121), und alsbald nähere Erforschung derselben und ihrer Verbreitung. Hiermit Ausgleich zwischen den Meinungen über Persistenz bez. Schwund des Kerns; er besteht nicht in der Form fort und theilt sich nicht direct, geht aber auch nicht unter. — Weiter speciellere Verfolgung der cellularen und nuclearen Theilungsvorgänge. Bekanntschaft mit directer Kerntheilung neben der indirecten. Eintritt in nähere Erforschung der Frage, ob der Kern bei der Zelltheilung organisch mitwirkt, oder sich dabei passiv verhält, vor welcher Frage wir jetzt noch stehen.

---

1) Die Gedrängtheit dieser Uebersicht mag durch den Zweck entschuldigt sein. Sie soll vor Allem Dem dienen, welcher den Gang der bisherigen Arbeit rasch zu überblicken wünscht, und soll die nöthigen Hinweise zum Nachschlagen bieten für Den, der hier oder dort genauere Auskunft will. Darum habe ich gesucht, zwar nichts zur Sache Gehöriges zu übergehen, aber äusserst kurz zu sein.

Was sich auf freie Zellbildung (im eigentlichen Sinn) und freie Kernbildung bezieht, ist hier nur theilweise berührt; die wesentliche Literatur darüber findet man in Capitel 23.

Die ältere botanische Literatur, bis zur Auffindung der indirecten Zelltheilung, habe ich nicht näher berücksichtigt. Auch für manche neuere Arbeiten an pflanzlichen Objecten, die ich nicht speciell heranzuziehen hatte, verweise ich auf die letzten Arbeiten STRASBURGER's und sein Werk (132a).

Eine sehr ausführliche, nach den einzelnen Erscheinungen geordnete Analyse der Literatur findet sich bei E. L. MARK (88).

Eine summarische Aufführung der wesentlichen Arbeiten, mit Rücksicht auf die Auffindung der indirecten Kerntheilung, habe ich 1879 in III, 35, S. 25 gegeben.

Remak hat in seinen „Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere" (111a, S. 164 ff.) eine ausführliche Geschichte der Zellentheorie bis zu jenem Jahre gegeben und die damaligen und früheren Anschauungen über Zellenvermehrung kritisch besprochen. Auf diesen Ort darf für die ältere Geschichte des Gegenstandes verwiesen werden. Auf zoologischem, wie auf botanischem Gebiet war die von Schleiden und Schwann aufgestellte Lehre von der freien Zellenbildung zu jener Zeit bekämpft, und auf der ersteren sind es Remak's Arbeiten gewesen, welche an ihrer Verdrängung bis dahin den wesentlichsten Theil hatten. Remak hat als Erster [1]) die Vermehrung von Zellen des Thierkörpers durch Theilung positiv beschrieben und behauptet (Blutzellen, 111, 1841), und in seinen weiteren Untersuchungen (111a ff.) an anderen Geweben den Satz, dass dies Princip der Zellvermehrung durchweg gilt, weiter durchgeführt.

In der Phytologie war der Nachweis der Zelltheilung schon früher (Hugo v. Mohl, 1835) geliefert und inzwischen die Anerkennung jenes Satzes und die Beseitigung der alten Lehre durch Arbeiten v. Mohl's selbst, von Meyer, Unger, Nägeli und Anderen immer mehr gefördert worden. In der Thierhistologie haben weiter vor Allen Virchow und Remak dahin gewirkt, der Lehre von der Gewebsbildung durch Zelltheilung überall, besonders auch auf pathologischem Gebiet, die Alleingeltung zu verschaffen.

Von Günsburg und Breuer (57, vergl. Virchow in 145) wurden bald nachher (1843) Kerntheilungen in pathologischen Geweben, als directe Zertheilungen aufgefasst, beschrieben.

In einem besonderen Aufsatz (111b) vertrat Remak weiter seine Lehre von der Theilung mit Kernzerschnürung, auf Grund von Beobachtungen an Blutzellen des Hühnerembryo. Es wurden zahlreiche eingeschnürte Formen von rothen Blutzellen mit zwei Kernen, je einem in jeder Schnürhälfte, gezeichnet und als directe Theilungen nach vorgängiger Kernkörperchentheilung gedeutet. Nach den heutigen Kenntnissen werden dieselben wohl theils als wirkliche indirecte Theilungen anzusehen sein, in denen die Karyokinese und Kerntheilung schon vollendet ist und die Theilzellen eben noch zusammenhaften, theils als unvollständige Theilungen, d. h. Kerntheilung mit nicht zu Stande gekommener Zelltheilung und demnach resultirende mehrkernige Zellen (z. B. Remak's Fig. 8, 9b, 15a). Der Aufsatz ist aber dadurch besonders interessant, dass Remak hier offenbar als Erster nächst Virchow (s. alsbald unten) indirecte Kerntheilungen gezeichnet hat. Ich verweise auf seine Fig. 6, y, z, welche ich ruhig als Tochterformen der Karyokinese anspreche, und Fig. 9, die nicht bezeichnete Zelle rechts unten, eine Sternform des Mutterkerns; über die ersteren sagt der Autor, „dass der Kern nicht die gewöhnliche blasige Beschaffenheit darbiete, sondern wie ein verschrumpfter fester Körper ohne Kernkörperchen aussehe", eine Beschreibung, die bei der Kleinheit der betreffenden Figuren ganz motivirt ist. Ueber die gezeichnete Sternform findet sich nichts angegeben.

Schon vorher hatte Virchow (1857, 144) in einem besonderen der

---

1) Ausgenommen die viel früheren Erfahrungen über Eifurchung (Prévost u. Dumas, 1824), welche damals und lange nachher noch nicht in allgemein-cellularem Sinne verwerthet werden konnten.



Kerntheilung gewidmeten Aufsatz aus einem Carcinom eine Kernform beschrieben, die er zwar damals als mehrfache Kernabschnürung auffasste, die aber wohl eine Sternform der indirecten Theilung gewesen ist (näher besprochen **35**, S. 4).

Virchow und Remak sind demnach die Entdecker der indirecten Kerntheilung gewesen, ohne dass sie es wissen konnten.

Nach diesen ersten Vorläufern scheint die nähere Erkenntniss dieses Processes auf thierhistologischem Gebiet etwa 12 Jahre lang völlig stillzustehen. Wenigstens finde ich bis jetzt keine Angaben, die sich auf richtig gesehene Verhältnisse der Kernmetamorphose deuten liessen. Es ist aber in einer Zeit, wo die mikroskopischen Mittel dauernd verbessert wurden, ein solcher Stillstand so befremdend, dass ich glaube, es wird sich wohl noch manches Bezügliche hier und da verstreut vorfinden.

Wie man wohl sagen darf, galt während dieser Zeit in der Thierphysiologie und Pathologie allgemein das Schema der Zelltheilung, das von Remak datirt: Theilung des Kernkörperchens, dann Durchschnürung des Kerns, dann Durchschnürung des Zellkörpers in einer oder der anderen Form. Es wurde in den Handbüchern mit Vorliebe an den Zellen des Knorpels illustrirt, indem man als Zeugen des zweitgenannten Zustandes zweikernige Zellen, als solche des dritten die Fälle ansah, in denen zwei Zellen in einer Kapsel liegen.

Vom Jahre 1869 sind zwei Befunde zu verzeichnen, bei denen an Theilungen von Zellen Kernfiguren, oder Theile von solchen richtig gesehen und nur noch nicht entsprechend aufgefasst worden sind. A. Heller (**58**) erkannte an Epithelzellen der Froschzunge (Regeneration nach Defecten) die Theilungsfiguren, deutete sie jedoch entsprechend den damaligen Anschauungen als directe Kerntheilungen (näher besprochen in **35**, S. 7). — Kowalewsky (**97** b) sah sie im furchenden Ei von Euaxes, und sprach sie als Theilungen des Nucleolus an.

W. Krause (**80**, **80 a**, S. 25, 1870) fand im Epithel der Cornea granulirte Körperchen, ohne sie damals zu deuten; es waren offenbar Kerntheilungsfiguren, als welche Krause sie auch später (**81**, 1881) interpretirte.

Die äusseren Verhältnisse der Zellkörpertheilung waren inzwischen, durch zahlreiche Beobachtungen über Eifurchung, vielfach bekannt geworden, nur wurde die allgemeine Verwerthung derselben durch die Zweifel etwas beeinträchtigt, die noch über die Zellennatur des Eies herrschten.

Von den inneren Vorgängen in der furchenden Eizelle sind in dieser Zeit die Zellstrahlungen verschiedentlich gesehen worden (Citate der Arbeiten s. oben S. 295). Ueber das Verhalten des Kerns begannen jetzt zwei Meinungen einander gegenüberzutreten: die eine, dass er sich bei der Zelltheilung selbst theile (im Sinne des Remak'schen Schemas), also „bestehen bleibe"; die andere, dass er vor oder während der Zelltheilung morphologisch untergehe, und die Tochterkerne sich neu bildeten.

Eine Deconstitution des Kerns vor der Theilung, wenn schon in verschiedener Form, war von Hofmeister für Pflanzenzellen bereits vom Ende der 40 er Jahre ab in zahlreichen Arbeiten vertreten worden (**69** c, Näheres über die früheren Angaben bei Strasburger, **132 a**, S. 133). Diese Anschauung gewann in der Botanik grosse Verbreitung und be-

wahrte sie auch, in weiter ausgebildeter Form, bis in das vorige Jahrzehnt.[1])

Für die Untersuchungen an thierischen Eiern haben aber in dieser Frage vielfältig die Reifungs- und Befruchtungsphänomene (s. S. 294) mit hineingespielt und sie complicirt. Hier, wo es sich speciell um die Zelltheilung handelt, soll alles dahin Fallende möglichst bei Seite bleiben.

Von Reichert (**110** d, 1846), Robin (**114** c, 1862) und Anderen wurde der Untergang, oder doch die morphologische Deconstitution des Eikernes vor der ersten Furchung angenommen. v. Baer (**7** c) erkannte am Echinidenei, dass vor der ersten Theilung und in den weiteren Zellen vor jeder neuen ein „lang gezogener heller Schein", nicht ein eigentlicher Kern vorliegt. Lovén (**86** a) erwähnte von Muscheleiern ein periodisches Verschwinden der Furchungskerne. — Gegenüber diesen Anschauungen bestanden oder stellten sich andere (J. Müller **98** β, Leydig **85** c, d, Leuckart **85** b, Gegenbaur **52** b, c, Haeckel **57** α, Mecznikoff **97** a, Keferstein **72** a, Kowalewsky **79** a, E. van Beneden **12**), welche am Bestehen des Kerns und seiner Theilung festhielten, ohne dass von der Metamorphose bei der letzteren schon etwas erkannt wurde.

In der Arbeit Warneck's (Gasteropodenei, **147**), die besonders für die erste Veränderung des Keimbläschens bei der Richtungskörperbildung von grossem Interesse ist[2]), wird zwar allem Anschein nach der Zustand der Kerne, vor der Richtungskörperbildung und vor der Zelltheilung, als eine Metamorphose des ursprünglichen Kernzustandes aufgefasst, doch nur in der Art, dass die Kerne homogen würden, und dass sie sich vor und mit der Zelltheilung abschnürten, was also doch der Hauptsache nach mit den letzterwähnten Meinungen zusammenfällt.

Demnächst ist dann die Ansicht, dass der Kern vor und während der Zelltheilung der Form nach verschwinde, durch die folgenden Arbeiten besonders in den Vordergrund gestellt worden; während derselben Zeit, wo schon von anderer Seite (**121**) die Persistenz des Kerns, aber auch seine Metamorphose festgestellt wurde, ohne dass die nächstgenannten Arbeiter noch etwas davon wussten.

Oellacher (**99** b, 1873) fand die radiäre Structur (s. S. 295) in sich theilenden Furchungszellen des Forellenkeims wieder auf[3]) und sprach die Zellen in diesem Zustand als kernlos an. — Im gleichen Jahr erschien der Aufsatz H. Fol's über die Entwicklung von Geryonia (**39**), in welchem wiederum die Radiensysteme neu entdeckt, die Veränderung des Kerns bei der Theilung als ein Schwinden desselben, das Erscheinen der Tochterkerne als ein Neuerscheinen auf Grund von Attractionscentren aufgefasst wurde. — Bütschli (**20**, 1873) fand die Strahlungen der Pole bei der Eitheilung von Rhabditis dolichura, und beschrieb nach dem lebenden Object die Kerntheilung. Seine Auffassung unterschied sich

---

1) Ich verweise auf Sachs, Lehrbuch der Botanik, 1874 und dessen Theorie der Zellentheilung mit Bildung von Attractionscentren.

2) Ein Theil der Erscheinungen derselben ist schon damals (1850) von Warneck richtig gesehen und nur in unvollkommener Weise gedeutet worden, worauf H. Fol und Mark (vergl. 88, S. 237 u. a.) aufmerksam gemacht haben.

3) Die früheren Arbeiten, welche Angaben über Strahlungen in Eiern und Furchungszellen enthalten, s. ebendort.



aber von der der oben genannten und nächstfolgenden Arbeiter darin, dass nach ihr der Mutterkern, obwohl undeutlich werdend, nicht untergeht, sondern sich theilt; die hellen Centren der beiden Strahlungen wurden als die so gebildeten Tochterkerne selbst gedeutet. Von der eigentlichen Kernmetamorphose wird in dieser Arbeit noch nichts beschrieben. — FLEMMING (**31**, 1874) fand bei der Eitheilung von Anodonta gleichfalls die Radiensysteme, und fasste das Undeutlichwerden des Mutterkerns als einen formellen Untergang, das Auftreten des Tochterkerns als eine Neubildung auf. Von der wahren Kernmetamorphose sah er dabei gleichfalls nichts. — Ein gemeinsames Hauptergebniss dieser Arbeiten, die von einander unabhängig gemacht wurden, war also objectiv dies, dass die Zelltheilung hier unter einer Veränderung des Mutterkerns verläuft, die von BÜTSCHLI richtiger nur als Undeutlichwerden bezeichnet, von den Uebrigen als Untergang gefasst wurde; und dass sie ferner unter Auftreten von Strahlungen in der Zellsubstanz verläuft, deren Anordnung eine gewisse Beziehung zu dem Entstehen des Tochterkerns zeigt.

Die alsbald folgende Arbeit AUERBACH's über die Eitheilung bei Nematoden (**5**, 1874) gab der Lehre vom Untergang des Kerns bei der Theilung eine noch schärfere Fassung. Der erste Furchungskern [1]) sollte nach AUERBACH, unter Längsstreckung, morphologisch untergehen (Karyolysis), als sein Residuum allerdings die helle Figur (karyolytische Figur) bleiben, auf deren verdickte Enden (Hantelform) die Doppelstrahlung centrirt ist; die Tochterkerne sollten (wie AUERBACH richtig erkannte, nicht in diesen Polcentren, sondern centralwärts von ihnen) durch freie Kernbildung entstehen, derselbe Process in jeder Tochterzelle bei ihrer weiteren Theilung vor sich gehen.

Gegenüber diesem Modus, den AUERBACH palingenetische Kernvermehrung nannte, hielt er jedoch vorläufig für andere Zellenarten ausdrücklich an dem Vorkommen einer directen Kerntheilung (im REMAK'schen Sinne) fest (S. 179 a. a. O.).

FLEMMING gelangte bei weiteren Arbeiten über die Eitheilung bei Najaden (**32**, 1875) gleichfalls nicht über die Anschauung hinaus, dass ein morphologisches Schwinden des Mutterkerns bei der Theilung mitspiele. Nur hielt er gegenüber AUERBACH's Ansicht, nach welcher die Radien lediglich einer Expulsion von Kernsaft entsprechen sollten, daran fest, dass dieselben eine temporäre Structur des Eiprotoplasma selbst darstellen könnten, welche physikalische Beziehung zur Zelltheilung habe (a. a. O. S. 111 ff.). Mit Hülfe von Tinction hat er die chromatische Theilungsfigur des Kerns, sowie die Polarkörper gesehen (Taf. III, Fig. 2 a. a. O.), aber noch nicht sachgemäss gedeutet.

Diese Arbeiten, bei denen allen ein Erkennen der wahren Theilungserscheinungen des Kerns noch fehlte, sind deshalb hier in der Reihe citirt worden, obwohl die letzten derselben schon etwas später erschienen, als SCHNEIDER's bezüglicher Aufsatz (**121**, s. u.); doch waren sie ohne Kenntniss des letzteren entstanden.

---

1) Entstanden, wie AUERBACH fand, aus der Verschmelzung zweier Kerne, welche er durch freie Bildung im kernlosen Eikörper entstanden dachte, von denen wir jetzt dagegen sagen können, dass sie der Eikern und Spermakern (O. HERTWIG) sind.



Die Annahme, dass der ursprüngliche Eikern vor der Furchung untergehe, schien zu jener Zeit besonders gestützt durch den Befund OELLACHER's am Fisch- und Vogelei (**99** c), welcher damals als eine vollständige Entfernung des alten Kerns gedeutet werden konnte, während sie sich nach jetziger Kenntniss auf die Richtungskörperbildung beziehen lässt (vergl. auch OELLACHER's Aufsatz **101**, 1874).

Bereits 1873—1874 wurden währenddem, ohne Beziehung zu den erwähnten und nächstfolgenden Arbeiten, durch A. v. TÖRÖK (Lit.-Verz. III) im Epithel von Amphibienlarven Kerntheilungsfiguren verschiedener Form gesehen, aber nicht als solche erkannt; er setzte sie in Beziehung zu Gruppirungen von Dotterplättchen und zu einer organo-formativen Rolle der letzteren. Bemerkenswerth ist, dass v. TÖRÖK in den Zellen der embryonalen Hautanlage von Siredon eine „fadennetzige Structur“ fand.

KLEBS (**73**, 1874) sah um diese Zeit radiäre Structur in Zellen an epithelialen Substanzverlusträndern.

Auf botanischem Gebiet waren inzwischen, bei Arbeiten über die Sporenentwicklung von Kryptogamen und die Pollenbildung von Phanerogamen, von 1848 an durch HOFMEISTER, NÄGELI, UNGER, PRINGSHEIM, SACHS, v. HANSTEIN, RUSSOW und Andere zahlreiche Beobachtungen gemacht, welche indirecte Kerntheilung mehr oder weniger betreffen, aber bei noch fehlender Kenntniss derselben sehr verschieden, grösstentheils im Sinne directer Theilung gedeutet wurden. Bei STRASBURGER (**132 a**, S. 130 ff.) findet man eine ausführliche Besprechung dieser Befunde und Ansichten. Auf die gleichzeitige Arbeit auf zoologischem und pathologischem Terrain sind dieselben so gut wie ohne Einfluss geblieben, zur wirklichen Erkenntniss der Theilungsmetamorphose des Kerns haben sie noch nicht geführt.

Diese ist 1873 von A. SCHNEIDER (**121**) am Ei, an Spermakeimzellen und Gewebszellen von Plattwürmern (Mesostomum), ganz unabhängig von irgend welchen vorherigen oder gleichzeitigen Befunden entdeckt worden. Seine Beschreibung wurde hier S. 292 ff. besprochen. Sie enthält, kurz gesagt, die Auffindung der chromatischen Kerntheilungsfigur in all ihren Hauptformen; die achromatische wurde gesehen (SCHNEIDER's Fig. 5 e, d, wohl auch polar in c, Taf. V), aber nicht von der chromatischen unterschieden (Färbung nicht benutzt; Essigsäurebilder). Die Polarstrahlung wurde beschrieben und mit der bei Echineneiern bekannten verglichen. — Die Publication in einer nicht sehr verbreiteten Vereinsschrift und der Umstand, dass SCHNEIDER seine Entdeckung nicht gleich allgemeiner verfolgte, hat es mit sich gebracht, dass dieselbe zunächst wenig bekannt und von mehreren Seiten ohne Kenntniss seiner Angaben an anderen Objecten nochmals gemacht wurde.

Zunächst geschah dies durch BÜTSCHLI (**21**, dat. December 1874 und **22**), der im Wurmei (Cucullanus), dann an anderen Objecten die Richtungsspindel und die Kernspindelfigur der Theilung auffand, auch die chromatischen Elemente und ihr Auseinanderrücken sah (S. 211 ff.), und diese Befunde mit den entsprechenden Erscheinungen an den Nucleolis der Infusorien in Beziehung setzte. Ferner durch FOL (**41**), der am Pteropodenei die Kernfiguren theilweise wahrnahm. —

In diese Zeit fällt die (oben S. 344) besprochene Beobachtung von F. E. SCHULZE, Theilung eines Amöbe. TSCHISTIAKOFF (**143**, 1875) sah n Pollenmutterzellen von Epilobium, Magnolia und Coniferen theilweise

die Kernmetamorphose, jedoch unter eigenthümlichen Deutungen (s. Näheres bei STRASBURGER, **129**, **132** a).

STRASBURGER beschrieb in seinem bekannten, 1875 veröffentlichten Werk (**129**, 1. Aufl., dat. Mai) die Zelltheilung bei einer grösseren Zahl verschiedener pflanzlicher Objecte — auch an lebenden Zellen verfolgt, Spirogyra —, sowie am Ei von Phallusia mamillata und bei thierischen Knorpelzellen. Nebst näherer Aufdeckung der Verhältnisse der Zelltheilung, Zellplatten- und Scheidewandbildung bei Pflanzen war das Ergebniss, dass auch hier als der Kerntheilung zu Grunde liegend eine Metamorphose erkannt wurde: Bildung eines Fädenbündels, entsprechend dem spindelförmigen Körper BÜTSCHLI's, Lagerung von Substanztheilen (Stäbchen oder Körner) im Aequator, in der Mitte dieses Fadenbündels (Kernplatte, identisch mit der chromatischen Figur), Trennung der Kernplatte in zwei Hälften, die nach den Polen rücken, Bildung der neuen Kerne auf Grund dieser Hälften.

Das Wesen des Kerntheilungsprocesses fasste STRASBURGER dahin auf (S. 210 ff.), „dass ein Gegensatz zwischen zwei opponirten Stellen seiner Oberfläche eintritt; diese flachen sich ab, treten in Wechselwirkung und beginnen sich abzustossen, so zwar, dass der Zellkern in die Länge gezogen und spindelförmig wird. Die Substanztheilchen seiner Masse nehmen eine senkrechte Lagerung zu diesen beiden Polen an, was zur Folge hat, dass der ganze Kern in seinem Innern streifig differencirt wird. . . . . . Eine von den beiden Polen abgestossene Substanz sammelt sich zu einer Platte (aus Stäbchen oder Körnern) im Aequator der Fäden an." Er nahm an, dass nach Trennung dieser Platte in zwei Tochterhälften, zwischen letzteren Verbindungsfäden „Kernfäden" ausgespannt würden (in der That identisch mit den achromatischen Fäden, s. unten), für deren Bildung die Kernplatte mehr oder weniger aufgebraucht werde.

Eine Auflösung oder Vertheilung der Masse des Kerns in der Substanz der Zelle nahm STRASBURGER für die Fälle der „freien Zellbildung" noch an. — Er macht im genannten Werk den Versuch, die Zelltheilung durch Einschnürung auch für das Thierreich auszuschliessen (S. 214, 195 a. a. O.), eine Stoffverwandtschaft zwischen Kern und Hautschicht der Zelle zu constituiren, und Aequivalente der Hautschichtplatte an der Kernfigur thierischer Zellen wiederzufinden; diese Punkte erwiesen sich später als nicht durchführbar. — Die Annahme einer freien Kernbildung, wobei der Kern als dichterer Körper in einer Zelle auftreten sollte, und einer vorherigen freien Zellbildung (S. 7 u. a. a. O.) ist später von AUERBACH (**7**) und STRASBURGER selbst (**132** a) richtig gestellt worden.

STRASBURGER sah zu dieser Zeit in dem Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung ausgesprochenermaassen eine Function desselben (S. 210), unter Bezugnahme auf PRINGSHEIM's Ausspruch, „dass der Cytoblast gleichsam als Anziehungsmittelpunkt bei der Abgrenzung des Protoplasmas wirke" (S. 230).

In FOL's Werk über die Entwickelung der Pteropoden (**40**, **41**, 1875) wird die Anschauung noch beibehalten (vergl. **39**), nach welcher der Kern vor der Theilung schwindet und die neuen auf Grund von Attractionscentren auftreten. Die Fäden der achromatischen Spindel wurden noch nicht von dem Zellradien unterschieden; die chromatische Figur wurde gesehen, doch nur unter dem Bilde von „etwas grösseren Körnern" beschrieben (pl. VIII, Fig. 5, p. 111). — In etwas späteren Ar-

beiten (**43**, **44**) fasste Fol die Spindelfäden als identisch mit Zellradien auf, was er jedoch später corrigirt hat.

Bis hierhin (und vielfach auch noch später, s. Bütschli, da dessen und Strasburger's Arbeiten zunächst hauptsächlich bekannt wurden) ward das Wesen der Kerntheilungsfigur im Ganzen dahin aufgefasst, dass sie eine aus dem Kern entstehende Fädenspindel sei, in deren Mitte — im Aequator — eine Gruppe von kleinen Elementen, Körnern oder kurzen Stäbchen (Kernplattenelemente) in Form einer Platte zusammengehäuft würden; oder auch ein verschmolzenes Ganzes bildeten, oder Verdickungen der Spindelfasern darstellten. Diese Kernplatte, nahm man an, theile sich dann durch directe Aufgabe des Zusammenhanges, sei es der einzelnen Elemente, sei es der continuirlichen Platte, in zwei Tochterhälften, die polarwärts auseinanderrücken und auf Grundlage deren die Tochterkerne entstehen. — Auf diesem Standpunkt stehen auch noch viele der späteren, am Ei gemachten Arbeiten (O. Hertwig, Fol, Selenka und Andere).

Die Formverhältnisse der chromatischen Figur und ihrer Elemente (denn das ist die „Kernplatte") waren somit noch ungenügend bekannt, ihre Anfangsformen unberücksichtigt. Von Allem diesem hatte bisher Schneider immer noch am meisten gesehen. Jetzt wurde die chromatische Figur von Mayzel (**90**, 1875, November) an Epithelzellen von Amphibien und Säugethieren (Hornhaut) wieder gefunden, damals noch ohne Kenntniss von Schneider's Angaben, dagegen mit Bezug auf die von Bütschli und Strasburger. Mayzel sah sicher Knäuelformen, doch werden sie theilweis als aus Körnern bestehend geschildert. Ferner Sternformen, wenn auch noch undeutlich wahrgenommen (S. 851 a. a. O., Abs. 1). Weiter (Abs. 2 daselbst) offenbar achromatische Figuren nebst „Kernplatte"; die letztere wurde als aus Körnern bestehend angesehen. Endlich Tochterkernformen verschiedener Phasen (Abs. 3 daselbst), bei denen jedoch zwischen Radiär- und Knäuelformen noch nicht unterschieden, und künstliche Conglutinirung zum Theil für Natur genommen wurde. Mayzel hat die Formen schon nach dieser, offenbar richtigen, Reihenfolge geordnet beschrieben, obwohl er noch ausstehen liess, ob dieselbe wirklich die typische ist, da sein Befund sich nur auf Reagentienpräparate bezog (Bespr. in **34**, S. 401).

Um diese Zeit wurde Ranvier's Beobachtung über die Theilungen lebender Leukocyten publicirt (**110** b, 1875, s. S. 344).

E. van Beneden (**13**, 1875) fand bei den Theilungen der Ektodermzellen und Entodermzellen an jungen Keimblasen des Kaninchens Kerntheilungsfiguren und constatirte, dass hier eine Veränderung des Kerns der Zelltheilung vorausgeht, die er folgendermaassen beschrieb: die ersten Theilungsphänomene haben ihren Sitz theils im Kern, theils im Zellkörper. Contour des Kerns wird undeutlich, seine Form unregelmässig. Die Nucleolen verschwinden. Die Masse des Kerns theilt sich in zwei Theile: der eine hell, unfärbbar mit Carmin und Hämatoxylin, suc nucléaire; der andere, „ebenfalls homogen", aber stark färbbar, essence nucléaire, sammelt sich in der Mitte des Kerns zu einem Haufen, plaque équatoriale, an, welche aus glänzenden Elementen, bald von Körner- bald von Stäbchenform besteht. Diese Platte färbt sich scharf durch Pikrocarmin und Hämatoxylin. — Die Zelle wird während dessen stärker färbbar und verlängert sich. — Der Kern wird spindelförmig, dann band-

förmig. An seinen Polen sammelt sich etwas helle, sehr feinkörnige Substanz. Diese polare Ansammlung wird das Centrum einer Sternfigur im Zellprotoplasma. — Die körnige äquatoriale Platte theilt sich in zwei körnige und buckelige disques nucléaires, durch einzelne Fäden verbunden, die später abreissen. Die Theilung der Zelle beschreibt der Verf. so, dass sich zwar deren Körper durch Einschnürung theilt, aber nur bis zur Grenze der Kernfigur; diese selbst theile sich durch innere Differenzirung in der Aequatorialebene. Allgemeine Reflexionen über die Zelltheilung hat v. B. noch vermieden. — Es sind hier also die wesentlichsten Verhältnisse der Kernfigur offenbar ganz richtig gesehen worden, wenn auch ihr feinerer Bau und die achromatische Figur bei der Kleinheit der Verhältnisse noch verborgen blieben; und VAN BENEDEN ist der Erste, der bei anderen Thierzellen als Eiern die Polarstrahlungen beobachtet hat.[1])

BÜTSCHLI's Werk (**23**, 1876, dat. 1875) fasste die Resultate schon mehrjähriger Arbeit zusammen. Es zeigte die Existenz der Kernmetamorphose bei der Zelltheilung an einer Anzahl verschiedener Organismenformen: Eizellen von Würmern, Mollusken und Rotatorien, Spermakeimzellen und Blastodermzellen von Insecten, rothen Blutzellen von Wirbelthieren, Infusorien. Es gab zugleich eine glänzende Richtigstellung der Anschauungen über die Bedeutung der Nucleoli und die Conjugation der Infusorien. — In Bezug auf die Formverhältnisse der Zell- und Kerntheilung bleibt das Werk im Wesentlichen auf dem Standpunkt, den die letzten Arbeiten des Verfassers und die STRASBURGER's einhalten: die längsstreifige oder spindelförmige Fadenmetamorphose des Kerns wird in den Vordergrund gestellt, die Elemente der chromatischen Figur von dieser nicht durch Tinction unterschieden, in ihrer Form nicht näher erkannt, für gewöhnlich als Körner oder Knötchen aufgefasst. — BÜTSCHLI hält die Abstammung der ganzen Spindelfigur aus dem K e r n fest. — Er bezweifelt, ob eine directe Kerntheilung (Zerfall) überhaupt vorkomme (S. 183). — Er bemerkt, „dass das Auftreten der Zellkörpertheilung in die Zeit der Theilung der Kernplatte, des Auseinanderrückens ihrer Hälften falle“ (S. 200), und schreibt wie STRASBURGER, dem Kern eine wichtige Rolle bei der Zelltheilung zu (S. 201); folgert jedoch nicht, dass er in einer u r s ä c h l i c h e n Beziehung zur letzteren stehe. — BÜTSCHLI hat als Erster beobachtet, dass in vielkernigen Zellen (Spermakeimzellen, Infusorien) die Kerne bei Theilung in gleichen Stadien getroffen werden[2]), und daraus geschlossen (S. 206), dass die nächste Ursache demnach in dem umgebenden Protoplasma zu suchen sei. — (Für ferneren Inhalt und Theoretisches über Zelltheilung vergl. S. 327 und 360 hier).

SEMPER (**126**, 1876; Taf. 19, S. 361) sah Sternfiguren in embryonalen Ovarienanlagen von Plagiostomen, und deutete sie als Theilungserscheinungen.

BALBIANI (**8**, 1876, October) beschrieb die Zell- und Kerntheilung im Ovarium von Sthenobothrus pratorum: es entstehen im Kern kleine gradlinige Stäbchen, die aus feinen aufgereihten K ö r n e r n bestehen (vergl. S. 204, 217 hier). Die Stäbchen nehmen an Zahl ab, an Dicke zu, zeigen

---

1) Gleichzeitig, nur etwas später publicirt, beschrieben von BÜTSCHLI (**23**, S. 49, Taf. VI, Fig. 30: an Blastodermzellen von Insecten).

2) S. 338 und a. a. O. hier.

Biegungen, Verästelungen; es bildet sich dann ein lockeres Bündel von längsgeordneten Fäden, darauf die Trennung; die Elemente der Kernplatte von Bütschli und Strasburger sprach Balbiani als Anschwellungen jener Fäden an. Nach der Theilung sollen die Elemente der Tochterfiguren an den Polenden, darauf in toto, miteinander zu einer homogenen Masse verschmelzen, dann aber sich wieder in Körner und Stäbchen auflösen und ähnliche Bilder bieten, wie vorher der Mutterkern. (Besprochen in **34**, S. 401.)

Die erste, das Echinidenei betreffende Arbeit O. Hertwig's (**64**, 1876), glänzend und reformatorisch für die Kenntniss der Befruchtungserscheinungen des Eies, hat dem Thatbestand über die Formverhältnisse der Zell- und Kerntheilung nicht wesentlich Neues hinzugesetzt. Hertwig bestätigte, gegenüber Auerbach's Theorie der Karyolyse, übereinstimmend mit Bütschli, Strasburger u. A., die Persistenz und Theilung des Kerns, und erklärte ihn für „ein automatisches Kraftcentrum in der Zelle, das namentlich bei der Zelltheilung in Wirksamkeit trete, sie anrege und beherrsche". Die Formverhältnisse der Theilungsfigur fasste er der Hauptsache nach in der Weise auf, wie es von Bütschli und Strasburger geschehen war (vergl. oben S. 391, 393), trat aber der Meinung entgegen, dass die Kerne von einer Hautschicht der Zelle abstammen sollten (vergl. S. 391). Den persistirenden Eikern (Pronucleus fem.) glaubte Hertwig vom Nucleolus des Eierstockeies ableiten zu können.

Die folgenden Arbeiten O. Hertwig's, die ich gleich hier citire (**65**, **66**, **67**, bis 1878) nehmen in Bezug auf die Kernmetamorphose einen nicht wesentlich anderen Standpunkt als die erste ein,

v. Ewetsky (**29**, 1875) untersuchte an Substanzverlusten die Regeneration des Hornhautendothels, und beobachtete vom 5. Tage der Reizung ab Kernformen, die jedenfalls indirecte Theilungen repräsentirten (Kerne mit Fädenknäueln und stäbchenförmigen Körpern). Zu einer Deutung dieser Dinge als Theilungen gelangte der Verf. noch nicht, er nahm an, dass die Kerntheilung durch Abschnürung vor sich gehe, und glaubte die bezüglichen Formen zu finden (Kerne mit beutel- oder knospenartigen Abschnürungen).

Auerbach (**7**, 1876, dat. 1875) berichtigte den Punkt in Strasburger's Befunden (**129**), welcher auf freie Bildung compacter Kerne im Ei von Ephedra und Phaseolus gedeutet worden war, während in der That die Nucleolen das sind, was Strasburger für Kerne hielt, die Kerne das, was er für Zellen nahm. — Der Aufsatz sucht übrigens die Karyolyse und die freie (tropfenartige) Kernbildung zu vertheidigen und mit den neuen Erfahrungen in Einklang zu setzen (vergl. hierfür die weiteren Aufsätze Desselben: **6** und **7**α, 1876 und 1877).

Die zweite Auflage von Strasburger's Werk (**130**) enthielt als Zuwachs eine reichhaltige Darstellung der Befruchtungsvorgänge bei Pflanzen, eine Untersuchung vieler neuer pflanzlicher Objecte bezüglich der Zelltheilung und eine Neubearbeitung der Capitel über thierische Zelltheilung und der allgemeinen Betrachtungen, mit Rücksicht auf die inzwischen mitgetheilten Befunde von Fol (**40**, **41**), O. Hertwig (**64**) und Bütschli (dessen Hauptwerk beim Abschluss von **130** noch nicht ausgegeben war). Von thierischen Objecten wurden noch die Eier von Unio untersucht. — An seiner früheren Auffassung der Kerntheilung in Bezug zur Zelltheilung (**129**, s. o.) hat Strasburger hier im Ganzen nichts ge-

ändert, wie aus folgenden Sätzen (a. a. O. S. 272 ff.) hervorgeht: vor der Theilung wird der Zellkern zunächst homogen; es bildet sich ein polarer Gegensatz zweier Stellen seiner Peripherie aus; die Kernpole sollen sich jetzt an manchen Objecten durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen auszeichnen; an ihnen sammelt sich „activer Kernstoff“; von ihnen wird ein anderer Theil der Kernsubstanz abgestossen nach dem Aequator und bildet hier eine mediane Platte (Kernplatte); ein dritter Theil der Kernsubstanz verbindet in Form von Fäden jene Platte mit den Polen. Die Kernplatte wird nun in zwei Hälften gespalten, anscheinend passiv. Die Hälften rücken auseinander und ziehen Verbindungsfäden zwischen sich aus — die also STRASBURGER hier noch für Theile der Kernplatte (d. h. chromatischen Kernfigur) hielt. Die Elemente der Kernplattenhälften (Körner) und die Fäden, die sie noch von den Polen trennen, verschmelzen dann zu einer homogenen Masse, aus der sich die Tochterkerne bilden. — An einer freien Entstehung zunächst homogener Zellkerne hält der Verfasser noch fest.

EBERTH (**28**, 1876) untersuchte im Verfolg eigener früherer Befunde (S. 1 a. a. O.) und im Anschluss an die Arbeiten v. EWETZKY's (s. o.) und BOGOSLAVSKOY's näher die Kerntheilungsfiguren, die bei pathologischer Regeneration des Hornhautepithels und Endothels, auch in der Bindesubstanz, auftreten und die er jetzt sicher als Theilungen ansprach. MAYZEL's Angaben (**90**, s. o.) erhielten dabei Bestätigungen und Erweiterungen. EBERTH zeichnete als Erster nach SCHNEIDER [1]) Knäuelformen der Kernfigur, ferner Sternformen und verschiedene Tochterkernphasen, und seine Abbildungen sind die deutlichsten und naturtreuesten, die bis dahin von chromatischen Kernfiguren geliefert wurden. Ueber die typische Reihenfolge der Formen gewann EBERTH keinen Aufschluss, da er lebende Theilungen noch nicht verglichen hatte; während MAYZEL (s. o.) die Reihenfolge im Wesentlichen schon richtig vermuthet hatte, nahm EBERTH an (S. 534, 537), dass die Knäuel, Sterne und Körbe nur eine Art Varianten der Kernspindeln mit Kernplatten von BÜTSCHLI und STRASBURGER darstellten, mit welchen er sie übrigens offenbar zutreffend verglich; er sah sie also nicht als Glieder einer regulären Reihe an. — Die achromatischen Fäden hat EBERTH jedenfalls gesehen, aber nicht von der übrigen Figur unterschieden. Er nahm noch an, dass ein Theil der Figuren (in der That Knäuel) aus Körnern bestände, dass letztere zu Fäden auswachsen könnten, und dass der „helle Hof“ um die Figuren der Kerncontour selbst sei (vergl. oben, S. 206, 208). — Als den gewöhnlichen Weg der Kerntheilung sah EBERTH aber die Metamorphose noch nicht an, sondern gewissermaassen als Ausnahme gegenüber einer directen Kernzertheilung, an welcher er festhielt (a. a. O. S. 530, 537).

(Frühere Besprechung: **34**, S. 403.)

E. VAN BENEDEN (**14**, 1876) fand und beschrieb die Theilung der Dicyemidenkeime, die im Wesentlichen entsprechend seinen früheren (**13**), und BÜTSCHLI's und STRASBURGER's Bildern gedeutet wurde. Ueber Zellplattenbildung vergl. S. 251 hier. Die Entstehung der Keime erklärte er durch freie Zellbildung (vergl. S. 367).

SPENGEL (**128**, 1876) sah im Amphibienhoden Kernfiguren von Stern-

---

1) SCHNEIDER's Befunde scheinen allen bisher genannten und auch noch manchen der folgenden Untersucher unbekannt geblieben zu sein.



und verschiedenartigen Formen, constatirte ihre starke Färbbarkeit in Hämatoxylin, und deutete sie auf Zelltheilungen.

MAYZEL (**91**) dehnte 1877 seine oben erwähnten Befunde über Kerntheilungsfiguren auch auf Endothelien und Bindegewebszellen aus. Weitere Mittheilungen desselben: **92**.

H. FOL's Aufsatz (**47**, 1877 avr.) betrifft wesentlich die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge am Ei von Echinodermen und anderen, und führt hier den Nachweis, dass die Richtungskörperbildung mit Vorgängen verläuft, die denen der Kerntheilung zu vergleichen sind. Siehe hierfür auch die schon früher (1876) publicirte Arbeit VAN BENEDEN's (**15**) über Asteracanthion.

Im gleichen Jahre erschien R. HERTWIG's wichtige Arbeit über Spirochona gemmipara (**68**); das auf die Sprossung und Kerntheilung Bezügliche ist oben S. 328 besprochen.

STRASBURGER's Arbeit (**130 a**, 1877) brachte vielfache neue Beobachtungen über Befruchtungserscheinungen bei Pflanzen. Der Verf. giebt zugleich, nach Präparaten MAYZEL's, eine Reihe Abbildungen von thierischen Theilungsfiguren, und einige solche von Nothoscordum, welche mit den thierischen ziemliche Uebereinstimmung zeigen.

BALFOUR (**10**, 1878) über Kerntheilung im embryonalen Ovarium bei Fischen, s. S. 252.

Eine Untersuchung BÜTSCHLI's (**24**, 1877), über Knorpelzellentheilung führte bezüglich der Kerntheilung lediglich zufolge der Behandlung (Osmiumsäure) zu keinem positiven Ergebniss (s. u. SCHLEICHER). Ueber die Zelltheilung vergl. hier S. 247 ff.

SELENKA (**124**) untersuchte Befruchtung und Theilung am Ei von Toxopneustes variegatus. Die Anschauungen über die Theilung und das Verhalten des Kerns dabei, zu denen er gelangte, wichen nicht wesentlich von denen O. HERTWIG's und BÜTSCHLI's ab.

SCHLEICHER (**117**, 1878 und später **118**, 1878) untersuchte die Zelltheilung am lebenden Knorpel von Batrachierlarven. Es wurden die Kernfiguren theilweise dabei gesehen, ihre genaueren Formen und Reihenfolge aber nicht näher erkannt. SCHLEICHER führte für ihren Formenwechsel den Namen Karyokinese ein (besprochen in **34**, **36**).

PEREMESCHKO (**102**, 1878) und FLEMMING (**33**, 1878)[1]) verfolgten die Zell- und Kerntheilung in lebenden Gewebszellen verschiedener Art bei der Triton- und Salamanderlarve, sowie Letzterer an der Blase, unter Vergleich von fixirten Präparaten, und gaben alsbald darüber ausführlichen Bericht (FLEMMING **34**, 1878, PEREMESCHKO **103**, 1879). Letzterer sah die meisten Formen der chromatischen Kernfiguren, hielt sie jedoch für unregelmässiger, als sie sind, und erkannte nicht ihre genauere Folge und Rückfolge. (Nähere Besprechung in **34**, S. 406 und **36**, S. 164, hier S. 264.)

FLEMMING stellte die typische Reihenfolge der Figurenformen und die umgekehrte Rückfolge der Sterne und Knäuel bei den Tochterkernen fest, fand besonders mit Hülfe von Tinctionen den knäuelförmigen Bau der ersten Anfangsformen, die allmähliche Verdickung der Knäuelfäden, leitete danach den Knäuel aus der Structur des ruhenden Kerns ab, sah

1) Die vorläufige Mittheilung PEREMESCHKO's erschien um einige Tage früher als die FLEMMING's.

die Längsspaltung der Kernfäden, gab bereits in den Hauptzügen das Schema der Kerntheilung, das hier citirt und in hiesiger Darstellung erläutert ist (S. 194 ff.). Er fand ferner die Polradien auch hier auf. Die achromatische Figur sah er damals an den Gewebszellen nicht, nahm ihr Vorkommen aber nicht in Abrede. Einige Punkte, in denen der Inhalt dieser Arbeit später berichtigt wurde, sind hier S. 285 erwähnt.

BIGELOW's (**17 a**, 1879) Studien über Knorpelzellentheilung siehe S. 247 hier.

Bei einer erneuten Bearbeitung pflanzlicher Zelltheilung, nach Kenntnissnahme der Formen, die durch letzterwähnte Arbeiten (**90**, **28**, **117**, **102**, **33**, **34**) bei Thierzellen erkannt waren, fand STRASBURGER (**131**, 1879) nun auch Knäuelformen und Tonnenformen der (chromatischen) Kernfigur bei einigen Pflanzenzellenarten (besonders Nothoscordon). Er glaubte zunächst, dass in letzteren Formen nur die dicken (d. h. chromatischen) Fasern vorhanden seien, die blassen Spindelfasern fehlten, und theilte danach zwei verschiedene Kerntheilungsformen als „Kernspindeln und Kerntonnen" ab, wobei er für beide ein ganz verschiedenartiges Kräftespiel vermuthete (S. 285 a. a. O.), für die Spindeln wesentlich dasjenige bei Bestand liess, das seiner früheren Auffassung (hier S. 395) entsprach.

Ein wichtiges Resultat war, dass STRASBURGER die Existenz einer *freien Kernbildung* in den Embryosäcken jetzt nach genauerer Untersuchung *aufgab*.

KLEIN (**74**, 1879) nahm eine Nachprüfung der Zelltheilungsvorgänge bei Triton vor. Resultate besprochen hier S. 264 ff. und **36**, S. 169.

FLEMMING (**35**, 1879) gab eine kurze Uebersicht vom Stand der Kenntnisse über Zell- und Kerntheilung, Bedeutung der mehrkernigen Zellen und deren Zurückführbarkeit auf indirecte Kerntheilung, mit Rücksicht auf die in der Pathologie noch geltenden Ansichten. Er stellte dar, dass eine directe Kerntheilung bis dahin noch nicht erwiesen war; leugnete sie übrigens nicht.

TREUB's Untersuchungen (**141**, **141a**, 1879) über pflanzliche Zelltheilung und Zellplattenbildung, s. hier S. 250 und S. 326, bei STRASBURGER **132** und **132 a**.

STRASBURGER (**132**, 1879) studirte die lebende Zelltheilung in den Staubfädenhaaren von Tradescantia und empfahl das Object. Er fand darin manche Uebereinstimmungen mit den bei Thierzellen gefundenen Verhältnissen; andere, die noch vermisst wurden (Knäuelformen; Verhalten der Tochterkerne, für die STRASBURGER noch ein Verschmelzen und Homogenwerden annahm) haben sich später noch herausgestellt (**133 a**, S. 44—46).

DRASCH's (**26**, 1879) Arbeit, in welcher freie Kernbildung als Factor bei der Epithelregeneration der Trachea vertreten wird, s. o. S. 370.

Fortsetzung von PEREMESCHKO's Untersuchungen über Zelltheilung bei Triton u. a. (**104**, **105**, 1879—1880) s. hier S. 262, 264 u. **36**, S. 166.

J. ARNOLD (**4**, 1879) fand die Figuren der Kerntheilung in Zellen menschlicher Tumoren. Darunter theilweise eigenthümlich abweichende Formen, besprochen hier S. 288 und **38**, S. 59.

In H. FOL's zusammenfassendem Werk (**48**, 1879), das besonders Aufschluss über Reifungs- und Befruchtungsvorgänge von Eiern Wirbelloser giebt, ist die Darstellung der Zell- und Kerntheilungsvorgänge in Mehrerem erweitert. Die Radien in der Zellsubstanz, deren Verhältnisse

Fol besonders genau studirt, werden nicht mehr als gleichwerthig mit den Fäden der Kernspindel betrachtet (s. o.); die letzteren werden aus dem Kernfadennetz abgeleitet (S. 257). Die Elemente der chromatischen Figur wurden in vielen Fällen genauer gesehen und beschrieben, allerdings aber (S. 257 u. a.) noch immer als „renflements" der Spindelfasern angesehen, und die Bildung der Tochterkerne in der Art beschrieben, dass die constituirenden Elemente, in Form von Kügelchen, sich aushöhlen und dann miteinander verschmelzen sollen. — Das Werk enthält die Aufstellung der elektrolytischen Theorie der Zelltheilung.

Treub (**141**, **141a**, 1878—1880) und Schmitz (**118** α—**120**, 1879 bis 1880), mehrkernige Zellen bei Pflanzen und Kerntheilung in denselben, s. in **36**, hier S. 337, 353, und bei Strasburger, **132a**. Die Arbeiten von Schmitz betreffen auch directe Kerntheilung.

Flemming (**36**, 1880, dat. December 1879) fand die wesentlichen Formen der indirecten Theilung, wie bei Salamandra, bei Batrachiern, Säugethieren und einigen Pflanzen, und untersuchte die eigenen Theilungsformen der Spermakeimzellen bei Urodelen (s. hier S. 257); er fand die achromatische Spindel bei Salamandra, und vertrat ihr allgemeines Vorkommen, verfolgte bei Salamandra näher die Segmentation und die Fädenlängsspaltung, gelangte zur Aufstellung des Theilungsschemas, das hier S. 266 citirt ist, und erörterte specieller die Fragen nach der Mechanik der Kerntheilung. — Er ermittelte als Vermehrungsmodus bei der spermatogenen Epithelwucherung im Hoden von Urodelen die indirecte Theilung, und fand bei Untersuchung der Spermatogenese, dass die Köpfe der Spermatozoen aus der chromatischen Substanz des betreffenden Zellkerns constituirt werden. Der Ausdruck Chromatin ist in dieser Arbeit empfohlen.

Supplement zu **36** (1880), worin der Verf. die Annahme einer freien Kernbildung (Drasch **26**, s. o.) als nicht hinreichend begründet, kritisirt, s. S. 370.

Die 3. Auflage von Strasburger's Werk, völlig umgearbeitet (**132a**, 1880, dat. Juni) enthält Resultate der Neubearbeitung zahlreicher pflanzlicher Objecte, und berücksichtigt eingehend die seitherige zoo-histologische Literatur.

Die Anschauungen des Verfassers sind in zahlreichen Punkten verändert. Die Verhältnisse der Kerntheilung, die von zootomischer Seite beschrieben waren, in specie die in Flemming's Arbeiten vertretenen, die mit seinen eigenen früheren Annahmen nicht stimmen (vergl. oben S. 391 u. 394), lässt er zwar für die betreffenden Objecte zu, bestreitet aber ihre Allgemeingültigkeit (S. 327 ff. a. a. O.) und bezweifelt manches Einzelne daraus. — Das allgemeine Vorkommen der (achromatischen) Spindel nimmt er im Einklang mit Flemming (**36**) wieder an, und giebt die Eintheilung in Kernspindeln und Kerntonnen (**131**) auf. — Ueber das Wesen der Zelltheilung kommt er zu dem, seinem früheren (**129**) entgegengesetzten Schluss, dass der Kern die Zelltheilung nicht beherrsche, nicht Theilungsorgan sei, dass vielmehr das Zellprotoplasma „die active Rolle bei der Theilung spiele"; und zwar leitet er die (achromatische) Spindelfigur aus der Zellsubstanz ab, sie dringe aus dieser in den Kern hinein und inducire einen Gegensatz in der Kernmasse, der zu deren Theilung führe (S. 370, u. an vielen anderen Orten). — Diese Theilung (der „Kernplatte") lässt er auch jetzt durch „Spaltung" erfolgen, worunter

eine Continuitätstrennung der Elemente verstanden ist (S. 331). Die von FLEMMING beschriebene rückläufige Wiederholung der Mutter- durch die Tochterformen giebt er für die meisten Fälle nicht zu. Die Kernplatten lässt er theils aus Körnern, theilt aus Stäbchen bestehen. Für Eier nimmt er die Beschreibung von der Rückbildung der Tochterkerne an, welche FOL (s. o. **48**) gegeben hatte: Bestehen der Tochterfiguren aus Kügelchen, Aushöhlung derselben, Verschmelzung derselben. Die Function des Kerns sucht STRASBURGER, wie SCHMITZ, vermuthungsweise in der Bildung von Eiweisskörpern. — Er legt besonderes Gewicht darauf, dass die Kerntheilung auch für sich verlaufen könne und nicht an die Zelltheilung gebunden sei, was übrigens nicht bestritten, vorher von Anderen nachgewiesen war (s. S. 361 hier). Näheres in **38**; hier: Pflanzenzellen; W. KRAUSE (**81a**).

FLEMMING (**38**, 1881) untersuchte die Zelltheilung bei Eiern von Echinodermen (FOL's und HERTWIG's Objecte). Die Kerntheilung verhält sich hier keineswegs so abweichend, wie die Genannten und STRASBURGER annahmen; sie verläuft mit Bildung chromatischer Fadenfiguren, deren Reihe sich im Ganzen völlig mit der bei Gewebszellen vorkommenden vergleichen lässt (vergl. Taf. VII hier). Er untersuchte ferner nach Präparaten SOLTWEDEL's Theilungen von Lilium, mit dem Ergebnisse, dass die Verhältnisse sich auch hier im Ganzen mit denen der Thierzellen vergleichen lassen, was nach **132a** nicht thunlich schien. Auf Grund dessen vertrat er gegen STRASBURGER, dass das Schema hier S. 195 und in den Hauptsachen auch das Schema hier S. 266 für die untersuchten Objecte Gültigkeit habe, und auch Allgemeingültigkeit haben könne; er trat der Meinung STRASBURGER's über die Beschaffenheit und Theilungsart der „Kernplatte" entgegen, und urgirte, dass nach der bisherigen Ansicht des Letzteren eine wahre Uebereinstimmung der Vorgänge bei Thieren und Pflanzen fehlen würde, während er selbst an ihrer Voraussetzung festhielt. — Er hält objectiv auch daran fest, dass der Kern, nach den vorliegenden Kenntnissen, ein bei der Zelltheilung wirkendes Organ sein kann, ohne dies zu behaupten. Von der allgemeinen Abstammung der Spindelfasern aus der Zellsubstanz kann er sich nicht überzeugen. — Er fand ferner indirecte Theilung, mit Formen wie bei Salamandra, im menschlichen Hornhautepithel und im leukocythämischen Blut, sah an der achromatischen Figur von Salamandra die Polarkörperchen und stellte über den ruhenden Kern den Punkt richtig, der hier S. 130 besprochen ist.

Die seit 1881 erschienenen Arbeiten, die sich auf Zelltheilung beziehen, wurden[1]) oben im Text schon berücksichtigt, so dass sie hier unter Angabe der Stellen verzeichnet werden können: PFITZNER **107**: S. 252; Derselbe **108**: S. 132, 204 ff., 217; KRAUSE **81**, 1881; BLOCHMANN **18c²**: S. 362; RETZIUS **113**, 1881: S. 264 und vorher; PEREMESCHKO **106**, 1881: S. 269; ALTMANN **1**, **2**, 1881: S. 380; SELENKA **124**, 1881:

1) Mit Ausnahme einiger neueren und auch schon früheren Arbeiten von botanischem Gebiet: BARANETZKY **11d¹**, HEGELMAIER **57a**, b, TANGL **135**, SOLTWEDEL **127**, ZALEWSKI **154** (letztere s. auch oben), welche bei STRASBURGER (**132a**, **133a**) so specielle Besprechung fanden, dass ich auf diese verweisen darf.

S. 302; Mark **88**, 1881: S. 296, 299; Soltwedel **127**, 1881: S. 170 u. a., S. 324; Gaule II, **45**, 1881: S. 126; Zacharias **153 a**, 1881: S. 342; Johow **71, 72**, 1880 u. 1881: S. 353; Gruber **55, 56**, 1881: S. 329; Bizzozero **18 a—c**, 1881—82: S. 290; Drasch **27**, 1881: S. 370; Henle **60**, 1881: S. 126, 109 u. 348; Mayzel **97**, 1882: S. 292 ff.; Vossius **146**, 1881: S. 288, 371; Schenck **116**, 1882: S. 346; Henneguy **63**, 1882: S. 291; Zalewski **154**, 1882: S. 324.

Ganz kürzlich hat Uskoff (s. Lit.-Verz. III) bei Wirbelthierembryonen näher die Verbreitung der Karyokinese verfolgt, indem er zur Fixirung wie Altmann (a. a. O.) Salpetersäure, doch in etwas stärkerer Concentration benutzte (5 p. c.). Die Ergebnisse über locale Häufung der Theilungen stimmen mit denen Altmann's und Kölliker's a. a. O. Neu und merkwürdig ist der Befund Uskoff's, dass reine, runde Sternformen in den ersten Entwicklungsstadien der Keime besonders häufig vorkommen, in den folgenden dagegen abgeflachte Sterne reichlicher werden (denn diesen entspricht wohl die „Stäbchenform" bei Uskoff, S. 293) und endlich noch später die Tochterfiguren an Menge prävaliren. Es ist dies schwerlich anders zu verstehen als durch die Annahme, mit welcher ich früher die besondere Häufigkeit der Sternformen und die Seltenheit der Metakinesen bei Salamandra erklärte und welche auch Uskoff heranzieht: dass die betreffenden Phasen in den Stadien, wo sie besonders häufig zu finden sind, relativ lange Dauer haben.

Für die letzte Arbeit Strasburger's (**133 a**, Sept. 1882) verweise ich auf S. 272 ff., S. 302 ff. und S. 338 ff. oben. Es ist dort, unter Vergleich des eben Berichteten (S. 398) zu ersehen, in welchen Punkten Strasburger sich jetzt mit den Anschauungen der Zoohistologie geeinigt hat, und in welchen anderen bis jetzt noch Differenzen bleiben.

BERICHTIGUNGEN.

Seite 24, Zeile 16 v. o. statt „Faden durchschnitt" lies Fadendurchschnitt.
„ 75, „ 24 v. o. „ „consituirt" lies constituirt.
„ 75, „ 27 v. o. „ „der" lies den.
„ 96 in Erklärung von Fig. C 2 erste Zeile „darunter" fällt weg.
„ 155, Zeile 11 statt „schach" lies schwach.
„ 177, letzte Zeile statt „werden" lies worden.
„ 195, Zeile 2 v. o. statt „Theilungsaxe" lies Theilungspole.

ABBILDUNGEN.

Uebersicht der Textbilder.

(Nähere Erklärung bei denselben.)

Die Textbilder sind (mit Ausnahme der copirten Figuren P und Y) direct nach dem Präparat von mir gezeichnet. Wo in einigen derselben homogen aussehende Zellsubstanz oder dickere, homogen erscheinende feinkörnige Kernfäden dargestellt sind, mussten dieselben für den Zinkdruck körnig schattirt oder gestrichelt werden. Die Körnelung der dünneren Fäden, wo in den Erklärungen vermerkt, entspricht aber den Objecten.

Erklärung der Tafeln I—VIII.

(Ein Theil der Bilder: Fig. 25 [aus Lit. V. I, 31], 26, 27 [ebenda 27], 31 [ebenda 28], 62—64, 66—68, 71—73, 75, 80—81 [ebenda 29] ist nach früheren eigenen Abbildungen reproducirt. Die Tafel VI ist mit Benutzung von Fig. 2, 3 auf Tafel XVI in 27 gearbeitet.)

Alle stärker vergrösserten Objecte sind mit Zeiss, Oelimmersion 1/18, Seibert 1/16 oder 1/12 gezeichnet; wo besonders subtile Dinge in Frage, ist stets mit ersterem System controlirt. Schwächer vergrössertes meist mit Hartnack 7 gezeichnet. — Untersucht ist immer mit sehr schwachen Ocularen; solche, die stärker als Seibert Oc. I, wurden nur zur Vergrösserung beim Zeichnen zu Hülfe genommen. Manche Unterschiede in der Grösse resultiren nur aus Anwendung verschiedener Oculare. — An Tinctionspräparaten ist der Grad der Färbung durchweg durch die Dunkelheit der Schattirung wiedergegeben.

Statt längerer Erklärung ist stets auf die betreffende Textstelle verwiesen.

Tafel I.

Fig. 1. Knorpelzelle, lebend; Salamanderlarve, Kiemenknorpel. Fädenstructur des Zellkörpers und Kernstructur, vergl. S. 22, S. 100 ff. — Körner in der Zelle zum Theil in Molecularbewegung, S. 22. — Im Kern sind die Gerüststränge (etwas dunkler schattirt) der Deutlichkeit wegen nur so weit gezeichnet, als es einer wenig wechselnden Einstellung entspricht, erscheinen daher nicht durchweg in sich zusammenhängend. Die Reflexe der stärker brechenden Gerüstbalken sind als helle Grenzscheine angegeben.

Fig. 2 a. Knorpelzelle vom Femurkopf des Salamanders, frisch entnommener Schnitt in Humor aqueus des Thieres. — Nahe der Fläche des Knorpels: die Zellfäden sind hier einigermaassen concentrisch angeordnet, was aber an anderen Stellen fehlt. — Uebrigens wie in Fig. 1.

b. Kern einer Knorpelzelle von frischem Aussehen wie in Fig. 1 und 2, Kiemenknorpel. Nachdem das Object 1/2 Stunde im Wasser gelegen hatte und die Wirkung des letzteren eingetreten war: Gerüste unsichtbar, Nucleolen sichtbar. Vergl. Fig. 26, 29 und Fig. E (S. 104).

Fig. 3. Knorpelzelle, Larve, nach Osmiumsäurebehandlung. Vergl. S. 23.

Fig. 4. Bindesubstanzzelle des Kiemenblattes der Larve, das eben abgeschnitten ist. Fadenstructur der Zellsubstanz; Kernstructur (Wiedergabe der letzteren wie in Fig. 1, s. Erkl. ders.) — Text S. 46.

Fig. 5. Aus einem dünnen Leberschnitt, Frosch, Osmiumsäure, nachgedunkelt, in Wasser; schwächer vergrössert. Kupffer'sche Fäden. Oben: anlagerndes Blutgefäss. Mitte: 2 Querschnitte von Gallenröhrchen. Vergl. S. 24 ff.

Fig. 6. Zwei ebenso behandelte Zellen, stärker vergrössert; in der oberen ist die feine Körnung (Gerinnung? s. S. 26, 49) der Interfilarmasse angedeutet. In der unteren der Kern abgeschnitten.

Fig. 7. Ebenso behandelte Zelle.

Fig. 8. Leberzelle des Frosches, Schnitt nach Alkoholhärtung, Hämatoxylinfärbung, Glycerin. Vergl. S. 26.

Fig. 9. Leberzelle des Frosches, Schnitt nach Chromsäurehärtung, Glycerin. Vergl. ebenda.

Fig. 10. Leberzelle vom Schwein, Alkohol, Hämatoxylin, vergl. ebenda.

Fig. 11. Veränderte, vacuolisirte Leberzelle von Salamandra, altes Alkoholpräparat, vergl. ebenda.

Fig. 12. Drüsenzelle des Pankreas, Katze, vergl. S. 43.

Fig. 13. Talgdrüsenzelle, Katze, Wangenhaut, sehr vergrössert dargestellt; Alkohol, Pikrocarmin, Glycerin. Reihenstellung der Fetttröpfchen; vergl. S. 62.

Fig. 14. Speicheldrüsenzelle von Chironomus spec., Larve. Frisch mit Zusatz von 1 p. c. Ameisensäure. Structur der Zellsubstanz; Balbiani'scher Fadenknäuel im Kern, die Windungen nur so weit gezeichnet als verfolgbar; Querschichtung des Fadens; derselbe ist dunkel dargestellt, entsprechend wie er sich nach Tinction ausnimmt. Windungen nur so weit im Zusammenhang gezeichnet, wie verfolgbar. Vergl. S. 44, 111, 132.

Fig. 15. Fast reifes Ei des Kaninchens, im frischen Schnitt vom Ovarium, Humor aqueus. Zellstructur. Vergl. S. 32. — Nucleolus, vergl. S. 149.

Fig. 16. Ein noch reiferes Kaninchenei ebenso untersucht, schwächer vergrössert; Kern dicht unter die Zona gerückt, abgeflacht. Gröbere Dotterkörner in ziemlich regelmässigen Häufchen im Eikörper vertheilt. Zona mit angrenzendem Follikelepithel angedeutet.

Fig. 17. Aus einem Schnitt durch ein fast reifes Kaninchenei, Osmiumsäure; F. E. Follikelepithel. Verhalten der Zona siehe S. 35 ff. (Die Fäden in der Zona sollten nach der Eiseite — unten — um ganz Weniges dicker sein als nach der Epithelseite zu, was nicht wiedergegeben ist.)

Fig. 18. Jüngeres Eierstocksei von Toxopneustes (Strongylocentrotus) lividus. Chromsäure, Carmin. Structur der Zellsubstanz in der oberen Hälfte dargestellt, ziemlich deutlich radiär; die Strichelchen sind als Reihen feiner Körnchen zu denken. Vergl. S. 39.

Tafel II a.

Fig. 19. Epithelzellen am Schwanz der Salamanderlarve, lebend. In der Mitte eine Zelle im Theilungsanfang; in dieser beginnt die Sonderung der Zellsubstanz in glänzende Aussenschicht und Innenschicht, vergl. S. 206. Knäuelform des Kerns, vergl. S. 200 ff. — In den vier Zellen zz: Einstellung auf die Kerne, lappige Formen der letzteren, vergl. S. 95. Zelle bei cu: Einstellung auf den Cuticularsaum, bei i: auf die Intercellularbrücken zwischen 1. und 2. Schicht, vergl. S. 53 ff., Fig. B.

Fig. 20. Lebende Zelle in Theilung mit Sternform der Kernfigur, deutlicher Abgrenzung vom Aussen- und Innentheil (a und h) der Zellsubstanz. Breite Intercellularbrücken. Frisch abgeschnittenes Kiemenblatt, Larve.

Fig. 21. Lebende Zelle ebendaher, Zellabschnürung, vergl. S. 243 ff. Verengerung des hellen Innentheils der Zellsubstanz um die Kernfiguren (Knäuelform, vergl. S. 239 ff.); achromatische Figur erkennbar.

Fig. 22. a. Eben abgeschnürte lebende Tochterzellen, pigmentirt, Larvenschwanz, Epithel. Knäuelformen der Kernfiguren. b. Letztere nach Essigsäurezusatz. Vergl. S. 239—240.

Fig. 23. Epithelfläche der Mundbodenplatte des Kiemengerüstes, Salamanderlarve, Chrom-Osmium, Hämatoxylin, vergl. S. 207. Dunkelung der Aussenschicht an den sich theilenden Zellen. Schwächer vergrössert. Die Zelle links liegt in der tieferen Schicht.

Fig 24. a b. Leukocyten im lebenden, eben abgeschnittenen Kiemenblatt. Kerne deutlich sichtbar, je 4 in einer Zelle. α β. Dieselben Zellen nach Eindringen von Essigsäure; hierdurch wird die Abgrenzung der Kerne zwar noch schärfer, war aber schon vorher vorhanden. Vergl. S. 350 ff. und Fig. W, S. 349. (Die Zellsubstanz in a b ist etwas dunkel ausgefallen.)

Tafel II b.

Fig. 25. Spinalganglienzelle, Hund, Chromsäure, Schnitt, Hämatoxylin. Zellstructur. (Die Structur des Kerns ist etwas zu blass wiedergegeben.) Vergl. S. 41.

Fig. 26. a. Kern, Salamandra, Epithel; Chromsäure, Alkohol, beim Eindringen von Nelkenöl beobachtet, Gerüst. b. Derselbe nach vollständiger Imbibition mit Nelkenöl: Nucleolen. Vergl. S. 141 oben.

Fig. 27. Leberzellenkern des Karpfens, frisch isolirt, mit Hartnack Imm. 9. Kernstructur. Vergrössert dargestellt.

Fig. 28. Kern von Anodonta mit Fädengerüst und different zusammengesetztem Nucleolus, vergl. S. 147 ff. und Fig. E.

Fig. 29. a. Epithelkern, Kiemenblatt, Salamenderlarve, Chromsäurepräparat, scharf gefärbt, aufgehellt.

b. Ebensolcher, Osmiumsäure, gefärbt, Glycerin.

c. Ebensolcher, Osmiumsäure, ohne Färbung, Wasser.

Zur Demonstration der Existenz abgegrenzter Nucleolen vergl. S. 141 unten.

Fig. 30 (von Herrn Bartels gezeichnet). Kerne mit anhaftenden Zellsubstanztheilen von Spirogyra spec., plattkernig. Safranin, Terpentinöl.

a. Durch Druck auf Deckglas umgelegt, von der Fläche;

b. Von der Kante.

c. In erster Vorbereitung zur Theilung, verdickt, deutlichere Kernmembran.

Zeigen Kernmembran (a, vergl. S. 167); feine Gerüste im Kern; Schrumpfraum um den Nucleolus (vergl. S. 152—153); Vacuolen in letzterem. — In a sind gefärbte Körner, wie im Kern, auch ausserhalb desselben in den Zellsträngen vorhanden.

Taf. III a.

(Alle Figuren mit Ausnahme von Fig. 32 und 33 von Salamandra; mit Ausnahme von 39 und 40: Epithelzellen oder -Kerne.)

Fig. 31. a. Kern im ersten Umbildungsstadium zur Knäuelform (ist nach einem früher gezeichneten ruhenden Kern, mit Vergleichung eines betreffenden Anfangsstadiums umgeändert). Tinction. Die Dichtigkeit der Fäden ist so gross, dass man nicht sagen kann, ob Kernsaft mit gefärbt ist, oder die homogene Grundfarbe (grau schattirt) nur auf farbigem Licht der Fäden beruht.

b. Ein weiter gediehenes, lockeres Knäuelstadium Für diese und die nachfolgenden Figuren vergl. S. 199 ff.

Fig. 32 (von Herrn Barthels gezeichnet). Knäuelform aus dem Endosperm von Lilium croceum, Präparat von Soltwedel, mit Hämatoxylin nachgefärbt. 6 Nucleolen noch erhalten, sind blass gelblichroth gefärbt, während die Knäuelfäden blau sind. Vergl. S. 160.

Fig. 33. Bindegewebskern im Omentum des saugenden Kätzchens; Chromsäure, Hämatoxylin. Segmentation schon geschehen (die Segmente liegen zum Theil in optischer Verkürzung und scheinen deshalb sehr ungleich lang; dies gilt zugleich für die folgenden Figuren). Kernmembran noch erhalten. Blasse (achromatische) Stränge in der Figur.

Fig. 34. Knäuel noch von Totalform des ruhenden Kerns, Kernmembran deutlich erhalten. Erste Spuren der Pole und achromatischen Figur. Näheres s. S. 220 ff.

Fig. 35. Ebenso, Pole und achromat. Figur noch nicht erkennbar. S. ebenda.

Fig. 36. Wie Fig. 34, aber lockerer, Kernmembran geschwunden. Manche Fäden viel länger als andere, Segmentation noch nicht vervollständigt. S. ebenda.

Fig. 37 (etwas schwächer vergrössert). Folgender Zustand: Pole deutlich, achromatische Spindel angelegt, Zellstrahlung ebenso. Spindel schrägliegend, vergl. Taf. VIII, Fig. Ir. — S. ebenda.

Fig. 38. Weiter folgender Zustand, ebenso wie vorige Figur schräg liegend, stärker vergrössert. Die Polstrahlungen decken theilweise die Spindelfäden und sind in der Zeichnung deshalb nicht von diesen zu trennen. Vergl. Taf. VIII, Fig. Ir. Die Spindelfäden hören in der Mitte nicht auf, sind hier nur durch die Mittelbrücke der chromatischen Figur verdeckt und undeutlich. — S. ebenda.

Fig. 34—38: Chromsäure 0,25 p. c. + Essigsäure 0,05 p. c. Hämatoxylin.

Für Fig. 36—38 ist anzunehmen, dass auch die Längsspaltung der Fäden hier schon im Gange war (vergl. Fig. K 1. 2, S. 205), auf Grund von Verquellung durch die Behandlung aber wieder ausgeglichen ist.

Tafel III b.

Fig. 39. Endothelzelle des parietalen Bauchfells, Salamanderlarve. Sternform der Kernfigur, Aequatorialansicht. Spindel und Polradien. Chromessigsäure wie oben, Hämatoxylin, Glycerin. — An einzelnen chromatischen Fäden ist die Längsspaltung erkennbar, meist durch das Reagens conglutinirt. Dem entsprechend sind die conglutinirten Fäden aber platt (s. links u. and., ungleiche Breite je nach der Lage). Vergl. S. 209 ff.

Fig. 40. Ebensolche Sternform, ebendaher; die Zelle kehrt einen Pol etwas schräg nach oben; Polaransicht. Behandlung ebenso; Längstrennung der Fäden war hier so weit vorgeschritten, dass das Reagens nicht mehr Conglutination der Spalthälften bewirkt hat. — Polarkörperchen sichtbar, hell angegeben. Vgl. S. 209 ff.

Fig. 41. Epithelzelle; Sternform wie 39, etwas flacher, Strahlen mehr geschlängelt. Chrom - Essig - Osmiumsäure (0,25 : 0,1 : 0,1 p. c.), Hämatoxylin, Damarl. Spindel hierbei sehr deutlich, Polradien dagegen gar nicht kenntlich (vergl. S. 228—229). Körnelung sehr deutlich (vergl. S. 217).

Fig. 42. Umordnungsstadium: Metakinese, Aequatorialplatte. Es ist ein geringerer Theil der Schleifen fortgelassen. Vergl. S. 231—235. Chromsäure-Gentiana (s. Reagentien).

Fig. 43. Endform der Metakinese (diese und vorige Figur entspricht den Formen, die in meinen bisherigen Arbeiten Aequatorialplatte heissen; vergl. Taf. VI, Fig. 1 g i, Habitus des lebenden Zustandes). S. S. 231—235, 279—280, Taf. VIII, Fig. 1 (h i) k l.

Fig. 44. Folgendes Stadium: Auseinanderweichen, Anfang der Tochtersternform, etwas schrägliegend. Chrom-Essig-Hämatoxylin, Damar.; s. S. 235 ff.

Fig. 45. Spätere Tochtersternform, Behandlung ebenso. Verkürzung und Verdickung der chromatischen Fäden. Vergl. S. 235 ff.

Fig. 46. Knäuelform der Tochterkerne. Chromsäure-Gentiana. Vergl. S. 243 ff. — Zellplatte in der achromatischen Figur.

Tafel IV a.

Fig. 47. Zelle von Spirogyra, plattkernige Art, Safranin-Terpentin (gezeichnet von Herrn Bartels). Obere Hälfte gezeichnet. Die Körner in den Spiralbändern fast ebenso stark gefärbt, wie der Nucleolus, vergl. S. 160.

Fig. 48—59. Theilungsstadien derselben Spirogyra (Kern bez. Kernfigur mit nächstumgebender Zellsubstanz gezeichnet). Näheres s. S. 315 ff. Alle behandelt wie 47.

Fig. 60. Theilungsfigur von Spirogyra, rundkernige Art, s. ebenda, Behandlung ebenso.

Tafel IV b.

Fig. 61. Theilungsfigur von Lilium croceum, Präparat von Soltwedel, mit Safranin nachgefärbt. Zeiss $^1/_{18}$. Form, welche der Sternform correspondirt: Schema Taf. VIII, Fig. VIII d, Fäden etwas geschlängelt zu denken. — Näheres vergl. S. 314, 311 u. a., ebenso wie die folgenden Figuren bis 68.

Fig. 62—68. Fernere Stadien von Lilium croceum; mit Ausnahme von 65, Copien meiner Figuren aus Nr. 38. — Fig. 65: Präparat und Behandlung wie 61. Zeigt die grössere Dünne und Zahl der Fäden gegenüber 61.

Fig. 69. Zwei Kerntheilungsstadien von Iris sibirica, Präparat von Soltwedel, mit Safranin nachgefärbt. Zeiss $^1/_{18}$. Vergl. S. 318.

Fig. 70. Kerntheilung, entsprechend der Form Fig. 61, von Lilium tigrinum, Alkohol-Alauncarmin. Fädenlängsspaltung. Zeiss $^1/_{18}$. Vergl. S. 311.

Fig. 71, 72, 73. Einige aus vielen gesehenen Theilungen aus der menschlichen Cornea, cop. aus 38, Chromsäure-Safranin.

Fig. 74, 75. Theilungen aus dem Hoden von Salamandra, Juli, vergl. S. 257 ff. und Taf. VIII, Fig. II.

Fig. 75. Ei von Toxopneustes lividus, Kerntheilung (aus 38 copirt), genau aequatorial gesehen; Form, welche der Sternform oder schon der Metakinese (Aequatorealplatte) entspricht. Vergl. S. 300, und Taf. VII.

Tafel V.

Fig. 76. Stäbchenzellen der Retina, Osmiumsäure, isolirt, Zeiss $^1/_{18}$, a: Kaninchen, b: Mensch. Aussenglieder theilweise abgebrochen. Die Kerne (äussere Körner) zeigen bei dieser Behandlung keine Querschichtung (vergl. Fig. 77), sondern deutliche kleine Nucleolen. Vergl. S. 118—119.

Fig. 77. Stäbchenzellenkerne der Retina, Katze, Zeiss $^1/_{18}$, a b frisch in Humor vitreus, α: der Kern a nach Essigsäurewirkung, β: der Kern b nach Essig-Methylgrünwirkung. (Die Körnchen zwischen Membran und Querscheiben in β sollten blass sein, sind etwas zu dunkel wiedergegeben.)

Fig. 78. Kern eines mittelgrossen Eierstockseies, Frosch, Alkohol, Pikrocarmin, mittlere Einstellung. Nucleolen, Kernmembran, Stränge. Vergl. S. 135, 153 u. a.

Fig. 79. Kern einer Bindegewebszelle, Salamanderblase, nach Wirkung von Kali bichromicum und Hämatoxylinfärbung: Veränderung des Fadengerüstes, vergl. S. 107—109; bedeutende Mitfärbung des ganzen Kernsaftes.

Fig. 80. Muskelkern, Fig. 81. Epithelkern, Salamanderlarve, Chromsäure-Safranin, aus 38, Taf. III, im Farbenbild; zeigt die feineren Portionen der Gerüste. Vergl. S. 130 u. a.

Fig. 82. Aus einem Querschnitt der Trachea, Hund, vorn 2 Wimperzellen, in tieferer Schicht rechts eine Basalzelle in Theilung mit Kernfigur; links eine der zahlreichen intraepithelialen Wanderzellen, mit sehr dunkel tingirtem, dreilappigen Kern. Zeiss $^1/_{18}$, Chromsäure-Hämatoxylin.

Fig. 83. Tochterkernpaar, Endothel, Bauchfell, Salamanderlarve, Chrom-Essigsäure, Hämatoxylin. Rückgang der Tochterknäuelform zur Ruheform, vergl. S. 241. — Zwischen den Kernen die neue Zellgrenze, bez. Intercellularlücke.

Tafel VI.

Fig. 1. a—t: Ueberblick der Bilderfolge bei der lebenden Zelltheilung, Epithel, Salamanderlarve. Nach einer früher gezeichneten Reihe (s. o.); mit Zugrundelegung von Präparaten gleicher Stadien, die durch Chrom-Essig-Osmiumbehandlung der lebenden Objecte gewonnen wurden und die Kernfiguren verschärft zeigen, neu ausgeführt.

k l m liegen zwischen i und n[1]. a Knäuel, b—f Sternformen, f „systolischer“ Stern (s. Taf. VIII, Fig. 1 f), g—i Metakinese (Aequatorialplatte), von da an Tochterformen. Vergl. die Figuren auf Taf. III a b und Beschreibung in Cap. 20.

Die Reihe soll einen Ueberblick über die Hauptformcharaktere geben; Details, wie Dicke der Fäden, Längsspaltung, Körnelung, sind nicht oder nur wenig berücksichtigt.

Fig. 2. Ebendaher; Fädenlängsspaltung an der lebenden Zelle erkennbar.

Fig. 3. a. Sternform (der Mutterkernfigur), an einer lebenden Leydig'schen Schleimzelle. b. Sternformen der Tochterkerne, ebenso. Achromatische Fäden hier deutlich.

Tafel VII.

Theilungsbilder von Echinodermeneiern: Toxopneustes lividus und Sphaerechinus brevispinosus. Behandlung frisch mit Essigcarmin nach Schneider. Nach eigenen Skizzen, zum Theil nach eigenen früheren Abbildungen, Beobachtung der Objecte mit Seibert $^1/_{12}$. Näheres vergl. S. 300.

Fig. 1. Mitte der Eizelle nach der Befruchtung, unten Spermakern, an den Eikern gerückt.

Fig. 2, 3. Vereinigung beider Kerne.

Fig. 4. Dieselbe ist erfolgt, die Masse der färbbaren Stränge im Kern dadurch stark vermehrt.

Fig. 5, 6. Uebergang zur deutlichen Knäuelform im Kern; in Fig. 6 schon Segmentirung.

Fig. 7. Chromatische Figur der Sternform entsprechend; Spindel fertig.

Fig. 8. Solches Stadium etwas schrägliegend.

Fig. 9. Trennung der chromatischen Figur ist erfolgt. Fig. 9 a: eine solche Tochtergruppe vom Pol aus gesehen.

Fig. 10. Der Knäuelform der Tochterkerne correspondirend.

Fig. 11. Zelle dritter Generation, schräg vom Pole gesehen, wieder in Theilung, Knäuelform.

Fig. 12. Die zwei ersten Tochterzellen, im Wiederanfang der Theilung; Axen etwas schrägliegend, daher die Zellstrahlungen sich halb deckend. Structur in den Kernen erscheint noch nicht deutlich knäuelförmig, mag aber schon im Ansatz dazu begriffen sein.

Tafel VIII.

Schemata und Nachträge.

Fig. I a—q nebst r s. Schemata der Theilung für Salamandra; es ist nur eine geringe Anzahl von Fadenstücken bez. Windungen angegeben.

a. Knäuelform; b. dieselbe mit Beginn der Längsspaltung und Segmentirung; c (von nun an nur vier Segmente gedacht). 2 der Segmente (rechts) noch nicht getrennt; Anlage der chromatischen Figur, Polaransicht (vergl. Fig. 37, 38, Taf. III); d. Radiärform, links die Trennung zweier Segmente noch nicht vollendet (Kranzform); e. Segmentirung fertig, Sternform, mit Längsspaltung; linkerseits sind die Längsspaltstrahlen wieder conglutinirt dargestellt,

wie häufig durch Reagentien (vergl. S. 215, 220); f. Längstrennung der Spaltstrahlen; Abflachung des Sterns („Systole"); g. Wiederausdehnung; völlige Sonderung der Spaltstrahlen; h, i (s. Fig. 42, Taf. III b). Schema der Umordnung, wie sie nach STRASBURGER's Darstellung geschieht, vergl. S. 279—280; k. vollendete Umordnung, vergl. Fig. 43 (h i k = Metakinese oder Aequatorialplatte, vergl. Tafel VI, 1 g h i); l m. Tochtersternform, vergl. Fig. 44, 45; n o. Tochterknäuel; p q. Stern und Knäuel eines Töchterkerns vom Pol aus.

r. Zur Erläuterung der Ansicht einer Figur mit schrägliegender Theilungsaxe, etwa wie Fig. 37, 38, Taf. III a, wie sie sehr häufig sind.

s. Ebenso, mit geraden Strahlen. Man denke sich beide Figuren von oben gesehen.

Fig. II. Drei Schemata zur Erläuterung der Theilungsfiguren bei den Spermakeimzellen, vergl. Fig. 3 auf S. 258 und 74 Taf. IV b. Siehe S. 258 ff.

a. Tonnenform, entsprechend Fig. I k, aber mit noch unvollendeter Segmentirung; b. letztere ist vollendet, aber die Tonnenform noch beibehalten; c. definitive Ordnung zu den Tochterkernfiguren.

Auf die Längsspaltung ist in diesem Schema keine Rücksicht genommen.

Fig. III. Schema von Tochtersternformen bei vielen Eiern, Pflanzenzellen u. a., die sehr kleine chromatische Figuren und lange Spindeln besitzen. Die Schleifenschenkel können auch noch mehr parallel stehen, vergl. etwa Fig. 10, Taf. VII.

Fig. IV. Eine Sternform des Mutterkerns, von dem gleichen Präparat wie Fig. 39, weniger wie diese abgeflacht, Aequatorialansicht, Pole nur eben hervorragend. Zeigt, dass auch in der Aequatorialansicht die Sterne gerundete Formen haben können.

Fig. V. Abnormität, Dreitheilung; tripolare Spindel. Skizze nach MARTIN und SOLTWEDEL a. a. O.

Fig. VI. Eigenes früheres Schema für Lage der chromatischen Fäden bei Salamandra, welches heute völlig aufrecht gehalten werden kann. Eventuell hat es den Zusatz zu erfahren, dass (nach STRASBURGER, 133 a) zwischen 2 und 3 die Formen Fig. I h, i einzuschieben sind. Vergl. S. 280.

Fig. VII. Schema der Kerntheilung bei den Pollenmutterzellen von Fritillaria, nach STRASBURGER, III, 133 a, vereinfacht dargestellt. Vergl. hier S. 306—307. Vorher: Knäuelform wie in Fig. I.

a. Nach der ersten Segmentirung; nur 4 Segmente gezeichnet, haben Schleifenform (STRASBURGER a. a. O. Taf. I, Fig. 9). b. Längsverklebung der Schenkel, s. ebenda ff., X- und Y-Formen. c. Vom Pol gedacht, giebt die Stellung der Y-förmigen Elemente nach STRASBURGER an. Füsse nach aussen. (Ich habe hier darin noch mehr schematisirt, dass ich gleich die folgende Trennung der Y-förmigen Elemente nach STRASBURGER angegeben habe (Spaltung des Fusses), welche aber vom Pol aus nicht erscheinen würde, da sie nach STRASBURGER im Aequator erfolgt, siehe d und f.) d. Natürliche Form eines solchen Elements nach STRASBURGER's Fig. 22, Aequatorialansicht. e. Habitus der Kernspindel mit Kernplatte, nach dessen Fig. 20 copirt, nur 4 Elemente gezeichnet. f. Schema der Trennung, nach STRASBURGER's Fig. 26, 27. g, h. Weitere Formen nach dessen Fig. 29—34.

Fig. VIII. Schemata der Kerntheilung im Endosperm von Fritillaria u. a. nach STRASBURGER a. a. O., hier S. 307.

a. Knäuelform (Pole oben und unten gedacht). b. Erste Segmentirung, an den Polseiten (etwa STRASBURGER's Fig. 77, Taf. II). c. Zweite Segmentirung, in der Aequatorialgegend (etwa Fig. 78 ff. daselbst). Es sind hiernach nur 2 Paar Segmente gedacht. d. Fertige Kernspindel nach STRASBURGER, entsprechend meiner Sternform (Fig. I e). e, g, h, i. Umbiegungsmodus der Schleifen nach STRASBURGER (S. 34 u. a. a. O. in 133 a), vergl. hier S. 307. — (f. Von mir eingeschaltet zur möglichen Erläuterung von Formen, wie hier Fig. 62, Taf. IV b, vergl. S. 307.)

Fig. IX. Copien von PFITZNER's Schema der Fädenkörnelung und Längsspaltung, vergl. III, 108. Näheres hier S. 219.

Literaturverzeichnisse.

Von Hand- und Lehrbüchern sind nur solche erwähnt, auf deren Inhalt in diesem Buch specieller Bezug genommen ist.

Reichhaltige Literaturlisten für die hier behandelten Gegenstände sind in neuerer Zeit zwar schon mehrfach gegeben worden (Bütschli, II, 16, Flemming, I, 27, 28, 29, noch vollständiger dann: Whitman, III, 151, Strasburger, II, 101, E. L. Mark, III, 88), ich konnte hier aber schon für das Citiren im Text ein Literaturverzeichniss nicht entbehren, und habe deshalb gleich gesucht, es so vollständig wie thunlich einzurichten. Hierbei bin ich in Manchem ein dankbarer Benutzer von Whitman und Mark gewesen; ich darf aber wohl daran erinnern, dass ich darum dies Verzeichniss nicht blos copirt, sondern mir einen grossen Theil davon früher selbst habe zusammen suchen müssen, ehe die genannten Autoren schrieben (28, 29 L. V. Th. II), und dass seitdem viel Neues hinzugekommen ist.

Die Literaturverzeichnisse I, II, III gelten für die gleichnumerirten Abschnitte. Wo im Text ohne römische Ziffer citirt wird, bezieht sich dies auf das zum Abschnitt numerirte Literaturverzeichniss.

Eine Anzahl von Arbeiten musste in allen dreien, oder in zweien der Verzeichnisse zugleich aufgenommen werden. Solche sind im Verzeichniss II, resp. III dann einfach unter Verweis auf das vorhergehende (I oder II und Nummer) citirt.

Um Ueberladung zu meiden, habe ich im Wesentlichen nur solche Arbeiten citirt, deren Inhalt in nähere Beziehung zur allgemeinen Morphologie und Biologie der Zelle kommt; es sind also namentlich für den III. Abschnitt manche zoologische und embryologische Publicationen neueren Datums, die nur nebenbei Erwähnung von Kerntheilungsfiguren thun, fortgelassen. Grossentheils findet man auch solche (bis 1880) citirt bei E. L. Mark (III, 88).

Aus der botanischen Literatur habe ich für Abschnitt I und II nur das aufgenommen, was mit den Befunden an Thierzellen bisher in engere Berührung zu bringen war, und verweise für die sonstige reiche Literatur über pflanzliches Protoplasma und Lebensprocesse der Pflanzenzelle auf die botanischen Handbücher, sowie auf Strasburger's neu erschienenes Werk: „Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute."

Verzeichniss für Abschnitt I.

1. Altmann, Einige Bemerkungen über histologische Technik. Arch. f. Anat. u. Entw. 1881, S. 219. — 2. Derselbe, Ueber embryonales Wachsthum. Lit. ebenda. — 3. J. Arnold, Ueber die feineren Verhältnisse der Ganglienzellen in dem Sympathicus des Frosches. Virch. Arch. 1865, B. 32, S. 1. — 4. Derselbe, Ein Beitrag zu der feineren Structur d. Ganglienzellen. Ebenda 1867, B. 41, S. 178. — 5. Derselbe, Capitel: Gewebe der organischen Muskeln in Stricker's Handbuch der Lehre v. d.

Geweben. — 6. Derselbe, Ueber feinere Structur d. Zellen unter normalen u. pathologischen Bedingungen. Virch. Arch. 1879, B. 77. — 7. E. G. Balbiani, Sur la Structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zoologisch. Anzeiger, 1881, Nr. 99 u. 100. — 8. E. van Beneden, Contributions à l'histoire de la Vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. Bullet. de l'acad. roy. de Belg., 2. Sér., T. LXI, Nr. 1, Janv. 1876. — 9. Derselbe, Contrib. à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biol., Vol. I, 1880. — 10. Derselbe, Recherches sur l'embryogénie des mammifères et la formation des feuillets chez le lapin. Arch. de Biol., 1880. — 11. Bizzozero, Stud. fatti nel laboratorio patologico della università di Pavia, 1870, in: Moleschott's Unters. z. Naturlehre d. Menschen, B. 11, S. 30. — 12. Derselbe, Sulla Struttura degli epiteli parimentosi stratificati (den Ort des Aufsatzes vermag ich zur Zeit nicht anzugeben). — 13. Biedermann, Unters. über d. Magenepithel. Sitzungsber. d. K. Acad. d. Wiss., Wien, math.-nat. Cl., 1875. — 14. E. Brücke, Die Elementarorganismen. Ebenda, B. 44, math.-nat. Cl., Abth. 2, Jahrg. 1861. — 15. C. J. Eberth, Zur Kenntniss des feineren Baues der Flimmerepithelien. Virch. Arch., B. 35, 1866, S. 477. — 16. Th. Eimer, Weitere Nachrichten über d. Bau d. Zellkerns, nebst Beobachtungen üb. Wimperepithelien. Arch. f. mikr. Anat., B. XIV, S. 115. — 17. P. Ehrlich, Methodologische Beiträge zur Physiologie u. Pathologie der verschiedenen Formen der Leukocyten. Zeitschrift f. klin. Med., B. I, H. 3. — 18. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Anilinfärbungen. Arch. f. mikr. Anat., B. 13, S. 263. — 19. Th. W. Engelmann, Neue Untersuchungen über die mikroskopischen Vorgänge bei d. Muskelcontraction. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiologie, B. 7, S. 33, B. 8, S. 1. — 20. Derselbe, Ebenda, B. 26, S. 501. — 21. Derselbe, Zur Anatomie u. Physiologie der Flimmerzellen. Ebenda, B. 23, S. 505. — 22. Derselbe, Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung in: L. Hermann, Handb. der Physiologie, 1879. — 23. W. Flemming, Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. d. Kais. Acad. d. Wiss., Wien, math.-nat. Cl. 1875. — Derselbe, Arch. f. mikr. Anat., 1874. — 24. Derselbe, Zur Kenntniss des Zellkerns. Centralbl. f. d. med. Wiss., 1877, Nr. 20. — 25. Derselbe, Zur Kenntniss d. Gerüste im Zellkern u. ihrer Veränderung durch chromsaure Salze. Ebenda, 1878, Nr. 23. — 26. Derselbe, Ueber das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung und über die Bedeutung mehrkerniger Zellen. Virch. Arch., B. 77, 1879, S. 1. — 27. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Theil I. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 16, 1878, S. 302. — 28. Derselbe, Desgl. Th. II. Ebenda, 1880, S. 151. — 29. Derselbe, Desgl. Th. III. Ebenda, 1881, S. 1. — 30. Derselbe, Ueber Epithelregeneration u. sogenannte freie Kernbildung. Ebenda, 1880, S. 347. — 31. Derselbe, Vom Bau der Spinalganglienzellen. Beiträge zur Anatomie und Embr. als Festgabe an J. Henle von seinen Schülern. Bonn, Cohen, 1882. — 32. S. Freud, Ueber den Bau der Nervenzellen und Nervenfasern beim Flusskrebs. Sitzungsber. d. Wiener Acad., math.-nat. Cl., 3. Abth., Jan. 1882. — 33. C. Frommann, Centralbl. f. d. med. Wiss., 1865, Nr. 6. — 34. Derselbe, Untersuch. über die normale und patholog. Anatomie des Rückenmarks. Jena 1867. — 35. Derselbe, Zur Lehre von der Structur der Zellen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 1875, B. 9, N. F. B. 2, S. 280, 2 Tafeln. — 36. Derselbe, Ueber die Structur der Dotterhaut des Hühnereies. Sitzungsber. d. Jen. Ges. f. Med. u. Nat., 1878. 1. Nov. — 37. Derselbe, Ueber Bildung der Stärkekörner und Zusammensetzung der Zellenmembran. Ebenda, 1879, 1. Aug. — 38. Derselbe, Ueber die Structur d. Knorpelzellen v. Salamandra maculosa. Ebenda, 1879, 24. Jan. — 39. Derselbe, Zur Lehre von der Structur d. Zellen. Jen. Zeitschr. f. Nat., B. 14, 1880, S. 458. 1 Taf. — 40. Derselbe, Differenzirungen und Umbildungen im Protoplasma. Sitzungsber. d. Jen. Ges. f. Med. u. Nat., 1880, 5. Nov. — 41. Derselbe, Beobachtungen über Structur und Bewegungserscheinungen der Pflanzenzellen. Jena 1880. (Aus: Sammlung physiol. Abhandl., herausg. v. W. Preyer. 2 Taf.) — 42. Derselbe, Sitzungsber. d. Jen. Ges., 1880, 5. März. — 43. J. Gaule, Das Flimmerepithel von Aricia foetida. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abth., 1881, S. 153. — 44. E. Haeckel, Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenbewegung der Lebenstheilchen. Berlin 1876. — 45. R. Heidenhain, Untersuchungen über den Bau der Labdrüsen. Arch. f. mikr. Anat., B. 6, S. 368. — 46. Derselbe, Mikroskopische Beiträge zur Anat. u. Physiol. der Nieren. Ebenda, B. 10, S. 1. — 47. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss des Pankreas. Pflüger's Arch. f. Physiol., B. 10, S. 557. — 48. Derselbe, Studien d. physiol. Instituts in Breslau, H. 4. — 49. J. Heitzmann, Untersuchungen über das Protoplasma. Sitzungsber. der Kais. Acad. d. Wiss., Wien, math.-nat. Cl., B. 67, 1873, H. 1—5, S. 100. — 50. Derselbe, Das Verhältniss zwischen Protoplasma und Grundsubstanz im Thierkörper. Ebenda, S. 141. — 51. V. Hensen, Physiologie d. Zeugung, in: L. Hermann, Handb. d. Physiol., 1881. — 52. A. Key u. G. Retzius,

Till kännedommen om saftbanorna i människans hud. Nordisk med. Arkiv, B. 8, Nr. 5. — 53. E. Klein, Observations on the structure of cells and nuclei. I. Quart. journ. of micr. science, Vol. 18. — 54. Derselbe, Th. II. Ebenda, Vol. 19, p. 125. — 55. Derselbe, Atlas of Histology. London 1881. — 56. Derselbe, On the lymphatic system and the minute structure of the salivary glands and pancreas. Quart. journ. of micr. science, April 1882. — 56a. N. Kleinenberg, Hydra, eine anatom.-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. 1872. — 57. A. Kölliker, Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift z. Feier d. 300j. Besteh. d. Univ. zu Würzburg, 1882. — 58. Derselbe, Contractile Faserzellen mit fibrillärem Bau beim Menschen. Sitzungsber. d. phys. med. Ges. Würzburg, 1882. — 59. J. Kollmann, Die Bindesubstanz der Acephalen. Arch. f. mikr. Anat., B. 13. (Andere Angaben desselben über Verh. von Zellen u. Intercellularsubstanz citirt daselbst, S. 818 Anm.) — 60. W. Krause, Handb. d. menschl. Anatomie, Nachträge, 1881. — 61. C. Kupffer, Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien u. Wirbelthieren. Arch. f. mikr. Anat., B. 6, S. 115. — 62. Derselbe, Die Speicheldrüsen von Periplaneta (Blatta) orientalis u. ihr Nervenapparat. Beitr. z. Anat. u. Physiol. als Festgabe für Carl Ludwig, 1874. — 63. Derselbe, Ueber Differenzirung des Protoplasma in den Zellen thierischer Gewebe (Kieler physiol. Verein, Vortrag) in: Schriften d. naturw. Vereins f. Schlesw.-Holstein, B. 1, H. 3, S. 229, 1875. — 64. Derselbe, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere u. s. w. Arch. f. Anat. u. Entw., 1881 u. 1882. — 65. F. Leydig, Lehrbuch d. Histologie, 1857. — 66. Marchi, Beobachtungen über Wimperepithel. Arch. f. mikr. Anat., B. 2, 1866, S. 467. — 67. F. Merkel, Der quergestreifte Muskel. Ebenda, B. 8, S. 244, B. 9, S. 293. Ueber die Contraction der quergestreiften Muskelfaser. Ebenda, B. 19, S. 649. — 68. Nussbaum, Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung. Ebenda, B. 14, S. 390. — 69. W. Pfitzner, Die Leydig'schen Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa. Dissertat., Kiel 1879. — 70. Derselbe, Die Epidermis d. Amphibien. Morphol. Jahrbuch, 1880. — 71. W. Pflüger, Ueber die Eierstöcke d. Säugethiere u. d. Menschen. 1863. — 72. O. Preiss, Beobachtungen an der Membrana Descemetii. Virch. Arch., B. 84, S. 334. (Fortsetz. ebenda ff) — 72a. N. Pringsheim, Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. — 73. Derselbe, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllbildung in der Pflanze. Berlin 1881. — 74. H. Quincke, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, B. 12, S. 485 (Eierstocksei). — 75. L. Ranvier, Traité technique d'histologie. — 76. A. Rauber, Thier u. Pflanze. Akademisches Programm. Leipzig, Engelmann, 1881. — 77. J. Reinke u. H. Rodewald, Studien über d. Protoplasma. Unters. aus d. botan. Labor. d. Univ. Göttingen. 1881. — 78. G. Retzius s. Key. — 79. Schäfer, On the structure of the immature ovarian ovum in the common fowl and in the rabbit etc. Proceedings of the Royal Society London 1880, Nr. 202. — 80. W. Schleicher, Die Knorpelzelltheilung. Arch. f. mikr. Anat., B 16. — 81. Derselbe, Nouvelles communication sur la cellule cartilagineuse vivante. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 2. Sér., t. 47, Nr. 6, Juin 1879. — 82. K. Schulin, Zur Morphologie des Ovariums. Arch. f. mikr. Anat., B. 19, H. 3, S. 442. — 83. M. Schultze, Ueber Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1861. — 84. Derselbe, Die Stachel- und Riffzellen der tieferen Schichten der Epidermis. Virch. Arch., 1864, B. 30. — 85. G. Schwalbe, Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzellen. Jen. Zeitschr. f. Nat., B. 10, N. F. B. 3, S. 25. — 86. B. Stilling, Neue Untersuch. über den Bau des Rückenmarks. 1859. — 87. E. Strasburger, Studien über das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Nat., B. 10, N. F. B. 3, H. 4, 1876, S. 395. — 88. S. Stricker, Handb. der Lehre von den Geweben. I. Allgemeines über die Zelle. — 89. Derselbe, Mittheilungen über Zellen und Grundsubstanzen. Wien. med. Jahrb. 1881. Wien. akad. Anzeiger 1880, Nr. 23. — 90. Wagener, Ueber einige Erscheinungen an d. Muskeln lebender Thiere. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. z. Marburg, 1873, Nr. 8, S. 120. — 91. W. Waldeyer, Eierstock und Ei. 1870. — 92. Derselbe, Capitel: Eierstöcke, in Stricker's Handb. d. Lehre v. d. Geweben. — 93. Derselbe, Untersuch. über die Histogenese einiger Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn. Beiträge zur Anat. u. Embryol. als Festgabe für J. Henle, Bonn 1882.

Nachtrag zum Literaturverzeichniss für Abschnitt I.

94. Th. W. Engelmann, Ueber den faserigen Bau d. contractilen Substanzen u. s. w., in: Onderzoek. gedaan in het Physiol. Lab., Utrecht, Deel VI, Afl. 2, St. 4, S. 325. — 95. J. Kollmann, Ueber thierisches Protoplasma. Biolog. Centralbl., B. 2, Nr. 3 u. 4, April 1882. — 96. Th. Eimer, Untersuchungen über die Eier d. Reptilien.

Arch. f. mikr. Anat., B. 8. — 97. Balfour, On the structure and development of the vertebrate ovary. Quart. journ. of mikr. science, Vol. XVIII. — 98. Rindfleisch, Eine Hypothese. Centralbl. f. d. med. Wiss., 1880, Nr. 45. — 99. Schmitz, Untersuchungen über die Structur des Protoplasma und des Zellkerns bei Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn, 13. Juli 1880. — 100. Stricker u. Spina, Untersuchungen über die mechanischen Leistungen der acinösen Drüsen. Sitzungsber. d. Wien. Acad. d. Wiss., 1879, math.-nat. Cl., B. 80, Abth. 3, S. 95. (War mir während Abfassung des Obigen nicht zugänglich und ist deshalb oben S. 20 nach der Darstellung von Openchowski (Nr. 102) angeführt worden; nachträglich finde ich, dass die Verfasser ein „intracelluläres Netzwerk" in den Hautdrüsenzellen des Frosches nicht wörtlich erwähnen, doch ist ihre Beschreibung desselben (s. S. 124 a. a. O.) der Art, dass sie wohl einem Fadenbau entsprechen kann.) — 101. Leydig, Vom Bau d. thierischen Körpers. Tübingen 1864. (Enthält an einer früher von mir übersehenen Stelle die Bemerkung, dass das Protoplasma der Epithelzellen im Darm von Oniscus und Porcellio einen gewissen tubulären Bau habe, wie wenn es von feinen radiären Kanälchen durchsetzt wäre. Leydig erwähnt hier ferner den concentrisch-streifigen Bau der Ganglienzellen gewisser Thiere, giebt aber übrigens an, dass sich im Allgemeinen am Protoplasma nichts von weiterer Differenzirung wahrnehmen lasse.) — 102. Openchowski (Ueber Nervenendigung in den Hautdrüsen des Frosches; genauer Titel mir zur Zeit nicht zugänglich), Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiologie, 1882. (Für einige Arbeiten, die hier nicht mit erwähnt sind, verweise ich auf das Literaturverzeichniss bei Arnold (6).)

Verzeichniss für Abschnitt II.

1. R. Arndt, Untersuchungen an den rothen Blutkörperchen der Wirbelthiere. Virch. Arch. B. 83, 1881, S. 15. — 1a. Derselbe, Ueber den Zellkern. Sitzungsber. d. med. Vereins z. Greifswald, Nov. 1876. — 2. J. Arnold, Ueber feinere Structur der Zellen s. Lit.-V. Abschn. I, Nr. 6. — 3. L. Auerbach, Organologische Studien. Breslau 1874, Abschn. 1. 2. — 4. Derselbe, Zelle und Zellkern, in: Beiträge zur Biologie d. Pflanzen v. F. Cohn, 1876, B. 2, H. 1. — 5. E. G. Balbiani, Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zoolog. Anzeiger 1881, Nr. 99—100. — 6. Derselbe, Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire (Stenobothrus pratorum). Compt. rend., 30. Oct. 1876. — 7. Baranetzky, Die Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradiscantien. Botan. Zeitung 1880, S. 241. — 8. E. van Beneden, Recherches sur l'embryogénie du lapin. Arch. de Biologie 1880, Vol. 1. (Andere Arbeiten desselben s. in Lit.-V. z. Abschn. I u. III.) — 8a. Derselbe, La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embr. des mammifères. Bull. Acad. Roy. de Belg., 2. Sér., t. 40, 1876. — 8b. Derselbe, Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. Ebenda, 1876, Janvier. — 9. A. Böttcher, Ueber die feinere Struct. d. rothen Blutkörperch. Arch. f. mikr. Anat., B. XIV, S. 73. — 10. A. Brandt, Ueber active Formveränderungen des Kernkörperchens. Ebenda, B. X, S. 505. — 11. Derselbe, Bemerkungen über d. Kerne d. rothen Blutkörperchen. Ebenda, B. XIII, S. 391. — 11a. Derselbe, Vergleichende Untersuchungen über die Eiröhren u. das Ei der Insecten. 1876. Moskau (russisch). — 11b. Derselbe, Ueber das Ei u. seine Bildungsstätte. Leipzig 1878. — 11c. Derselbe, Bemerkungen über die Eifurchung und die Betheiligung des Keimbläschens an derselben. Zeitschr. f. wiss. Zool., B. 28, 1876, S. 587. — 12. Derselbe, Ueber die Eifurchung der Ascaris nigrovenosa. Ebenda, B. 28, S. 365. — 13. Derselbe, Commentare zur Keimbläschentheorie des Eies. Arch. f. mikr. Anat., B. 17, S. 43, 1880. (Fortsetzung ebenda, S. 551.) — 14. Robert Brown, Organs and Mods of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae (p. 487). London 1833. Reproducirt in: The miscellaneous botan. works of R. Brown, Roy. Society, London 1847. — 15. v. Brunn, Ueber die den rothen Blutkörperchen der Säugethiere zugeschriebenen Kerne. Arch. f. mikr. Anat., B. 14, S. 333. — 16. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungserscheinungen der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Frankfurt 1876. — 16a. C. G. Carus, Neue Untersuchungen über die Entwicklung unserer Flussmuschel. Nov. Act. Carol. Leopold. X, 1832. — 17. G. Dennissenko, Ueber den Bau der äusseren Körnerschicht d. Netzhaut b. d. Wirbelthieren. Arch. f. mikr. Anat., B. 19. — 18. O. Drasch, Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Trachea. Sitzungsber. d. Wien. Acad. d. Wiss., math.-nat. Cl., B. 80, 1879, October. — 19. P. Ehrlich, Beitr. z. Kenntniss d. Anilinfärbungen. Arch. f. mikr. Anat., B. 13, S. 263. — 20. Derselbe,

Methodologische Beiträge z. Physiol. u. Pathol. der verschiedenen Arten von Leukocyten. Zeitschr. f. klin. Med., B. 1, H. 3. — **21.** Th. Eimer, Ueber amoeboide Bewegungen des Kernkörperchens. Arch. f. mikr. Anat., B. 11, 1875, S. 325. — **22.** Derselbe, Zur Kenntniss vom Baue des Zellkerns. Ebenda, B. 8, S. 141, 1872. — **23.** Derselbe, Weitere Nachrichten über den Bau des Zellkerns. Ebenda, B. 14, S. 94, 1877. — **23a.** Derselbe, Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Ebenda, B. 8, S. 216, 1872. — **23b.** Derselbe, Fortsetzung davon. Ebenda, S. 397. — **24.** Derselbe, Ueber den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Würzb. Verhandl. 1874, B. 6, Würzburg, Stahel. — **24a.** Derselbe, Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug. Arch. f. mikr. Anat., B. 7, 1871, S. 189. — **25.** A. Ewald u. W. Kühne, Die Verdauung als histologische Methode. Verh. d. nat. hist.-med. Vereins in Heidelberg, B. I, H. 5. — **26.** Dieselben, Ueber einen neuen Bestandtheil des Nervensystems. Ebenda. — **27.** W. Flemming, Ueber d. ersten Entwicklungserscheinungen am Ei d. Teichmuschel. Arch. f. mikr. Anat., B. X, S. 257. — **28.** Derselbe, Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsber. d. Wien. Acad. d. Wiss., math.-nat. Cl., III. Abth., 1875, Februar. — **28a.** Derselbe, Beobachtungen über die Beschaffenheit des Zellkerns. Arch. f. mikr. Anat., B. 13, S. 693, 1876. — **28b.** Derselbe, Zur Kenntniss des Zellkerns. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1877, Nr. 20. — **28c.** Derselbe, Zur Kenntniss der Zelle u. ihrer Theilungserscheinungen. Schriften des naturwiss. Vereins zu Kiel, 1. Aug. 1878. — **29.** Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Th. I, s. Lit.-V. zu Abschn. I hierselbst, 27, 1878. — **30.** Derselbe, Desgl. Th. II, ebenda 28, 1880. — **31.** Derselbe, Desgl. Th. III, ebenda 29, 1881. — **32.** Derselbe, Ueber das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung und über die Bedeutung mehrkerniger Zellen. S. Lit.-V. Abschn. I, 26. — **32b.** Derselbe, Zur Kenntniss der Gerüste im Zellkern und ihrer Veränderung durch chromsaure Salze. Centralbl. 1879, 18. Mai. — **33.** Derselbe, Ueber Epithelregeneration und sogen. freie Kernbildung, s. ebenda 30. — **34.** Derselbe, Vom Bau der Spinalganglienzellen. Ebenda 31, 1882. — **35.** Derselbe, Ueber das E. Hermann'sche Kernfärbungsverfahren. Arch. f. mikr. Anat., B. 19, S. 317. — **36.** H. Fol, Recherches sur la fécondation et sur le commencement d'hénogénie. Genève 1879. (Weitere Arbeiten desselben s. ebenda, sowie Lit.-Verz. Abschn. III. — **36a.** Frankenhäuser, Die Nervenendigungen in den glatten Muskelfasern. Centralbl. f. med. Wiss. 1866, Nr. 55. — **36b.** H. Frey, Handb. d. Histol. u. Histochem., 1874. — **36c.** S. Freud, Ueber den Bau d. Nervenfasern u. Nervenzellen beim Flusskrebs. 1882 (s. Lit.-V. I, Nr. 32). — **38.** C. Frommann, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1865, Nr. 6. — **39.** Derselbe, Untersuchungen über die normale u. pathol. Anatomie d. Rückenmarks. Jena 1867. — **40.** Derselbe, Zur Lehre von der Structur der Zellen, s. Lit.-Verz. z. Abschn. I, Nr. 35. — **41.** Derselbe, Fortsetzung desselben, s. ebenda Nr. 39. — **42.** Derselbe, Ueber d. Structur der Knorpelzellen von Salamandra maculosa. S. ebenda Nr. 38. — **43.** Derselbe, Differenzirungen und Umbildungen im Protoplasma. S. ebenda Nr. 40. — **44.** Derselbe, Beobachtungen über Structur u. Bewegungserscheinungen d. Pflanzenzellen, ebenda Nr. 41. — **45.** J. Gaule, Die Beziehungen der Cytozoen zu den Zellkernen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., S. 297. — **45a.** Derselbe, Kerne, Nebenkerne und Cytozoen. Centralbl. f. d. med. Wiss., 1881, Nr. 31. — **45b.** Goette, Entwicklungsgeschichte d. Unke. — **46.** A. Gruber, Beobachtungen an Actinophrys sol. Zool. Anzeiger Nr. 118, 1882, 14. August. — **47.** E. Haeckel, Biologische Studien, Studien über Moneren und andere Protisten. 1870. — **47a.** C. Heitzmann, Untersuchungen über d. Protoplasma, s. Lit.-Verz. z. Abschn. I. — **48.** V. Hensen, Untersuchungen z. Physiologie der Blutkörperchen, sowie über die Zellennatur derselben. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, B. 11, 1862, S. 253. — **48a.** Derselbe, Ueber die Entwicklung d. Gewebes u. der Nerven im Schwanz der Froschlarve. Virch. Arch., B. 31. — **48b.** Derselbe, Ueber die Nerven im Schwanz der Froschlarven. Arch. f. mikr. Anat., B. 4, 1868, S. 111 (s. S. 121). — **49.** Derselbe, Physiologie d. Zeugung. Handb. d. Physiol. v. L. Hermann, Leipzig 1881. — **50.** J. Henle, Ueber die äussere Körnerschicht der Retina. Göttinger Nachrichten 1864, Nr. 7 u. 15. — **51.** Derselbe, Hdb. der Eingeweidelehre des Menschen, 1870. — **52.** Derselbe, Zur Entwicklung der Krystallinse u. zur Theilung des Zellkerns. Arch. f. mikr. Anat., B. 20, S. 413, 1881. — **52a.** E. Hermann, Das Centralnervensystem von Hirudo medicinalis. Gekr. Preisschrift, München 1875. — **52b.** Derselbe, Tagblatt d. Grazer Naturf. Vers., S. 105. **53.** O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, Th. I. Morph. Jahrb., B. I, 1875. — **54.** Derselbe, Desgl. Th. II. Ebenda B. III, 1877. — **55.** Derselbe, Desgl. Th. III, Abschn. 1 u. 2. Ebenda B. IV, 1878. — **56.** R. Hertwig, Beiträge zu einer einheitl. Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morph. Jahrb., B. 2, 1876, S. 77. (Andere Arbeiten v. O. u. R. Hertwig

s. Lit.-Verz. z. Abschn. III.) — **57.** v. Hessling, Die Perlmuschel und ihre Perlen. — **58.** Hoppe-Seyler (Nuclein) in: Med.-chemische Untersuchungen, H. 4, 1871. — **59.** R. v. Jaksch, Ueber das Vorkommen von Nuclein im Menschenhirn. Pflüger's Arch. f. Physiol., B. 13, S. 469. — **59a.** F. Johow, Die Zellkerne von Chara foetida. Botan. Zeitung 1881, Nr. 45 u. 46. — **60.** T. Iwakawa, The Genesis of the egg in Triton. Quart. journ. of micr. science, July 1882, Nr. 87, p. 260. — **60a.** P. Kidd, Observations on spontaneous movements of Nucleoli. Ibid. 1875, p. 133. — **61.** E. Klein, Observations on the structure of cells and nuclei. Ibidem, Vol. 18, July 1878, N. S. p. 315. — **61a.** Derselbe, Fortsetzung derselben. Ebenda 1879, Vol. 19, N. S. p. 125. — **61b.** Derselbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur des Zellkerns u. s. w. Centralbl. f. med. Wiss., Nr. 17, 1879. — **62.** Derselbe, Observations on the glandular epithelium and division of nuclei. Quart. journ. of micr. science, Vol. 19, July 1879, p. 405. — **63.** Derselbe, Atlas of Histology. 1880. (Andere Arbeiten s. Lit.-V. z. Abschn. I u. III.) — **63a.** N. Kleinenberg, Hydra, s. Lit.-Verz. z. Abschn. I, 53a. **63b.** A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1863. — Derselbe, Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1850—1854. — **64.** W. Krause, Die Membrana fenestrata der Retina. Leipzig 1868. — **65.** Derselbe, Allgem. u. mikroskopische Anatomie (Handb. d. menschl. Anatomie). 1876. — **66.** Derselbe, Nachträge z. d. Vorigen. 1881. — **67.** W. Kühne, Ueber d. Verhalten verschiedener organisirter Fermente. — Ueber das Trypsin (Enzym des Pankreas). Verhandl. d. nat. hist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. S. I. 3. Heidelb., C. Winter. — **68.** Derselbe, Ueber das Secret d. Pankreas. Ebenda B. I, H. 4. — **69.** W. Kühne u. A. Sh. Lea, Ueber die Absonderung des Pankreas. Ebenda B. I, H. 5. — **70.** W. Kühne u. A. Ewald, s. Ewald. — **70a.** Langhans, Zur Lehre von der Zusammensetzung des Kerns. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1876, Nr. 50. — **71.** F. Leydig, Lehrb. d. Histologie. — **72.** Derselbe, Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864. (Bemerkung über Kernbau.) — **73.** Derselbe, Archiv f. mikr. Anatom., B. 12, S. 210. — **74.** P. A. Loos, Ueber die Eiweissdrüsen im Eileiter der Amphibien und Vögel. Dissertat. Leipzig, Engelmann, 1881. — **75.** Lubavin (Nuclein). Berichte der chem. Gesellsch., B. 10, S. 2237. — **76.** Paul Mayer, Mittheil. aus d. zoologischen Station in Neapel. 1878. (Phronimella.) — **77.** Derselbe, Ebenda B. II, H. 1: Ueber die in der zoolog. Station zu Neapel gebräuchl. Methoden zur mikr. Untersuchung. Mitth. a. d. zool. Station, B. II, S. 1. — **78.** F. Merkel, Zur Kenntniss des Stächenepithels der Retina. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1870. — **79.** Derselbe, Ueber die Macula lutea des Menschen u. die Ora serrata. Leipzig 1870. — **80.** Miescher (Nuclein) in: Med.-chem. Untersuch. v. Hoppe-Seyler, H. 4, 1871. — **81.** Derselbe, Die Spermatozoen einiger Wirbelthiere. Verhandl. d. naturforsch. Gesellsch. in Basel, 1874, B. VI (1), S. 138. — **82.** J. Moleschott, Ueber die Entwicklung d. Blutkörperchen. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1853, S. 73. — **82a.** M. Nussbaum, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. 1882. — **83.** Obrastzow, Zur Morphologie d. Blutbildung im Knochenmarke d. Säugethiere. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1880, B. 24 u. Virch. Arch. 1881, B. 84, S. 408. — **84.** W. Pfitzner, s. Nr. 70 Lit.-V. z. Abschn. I. — **85.** Derselbe, Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirung des Zellkerns. Morphol. Jahrb. 1881, B. 7, H. 2, S. 289. — **86.** Derselbe, Die Epidermis der Amphibien. Ebenda 1880, B. 6, S. 514. — **87.** Derselbe, Nervenendigungen im Epithel. Ebenda 1882, B. 7, S. 726. — **88.** Plósz (Nuclein) in Pflüger's Arch. f. Physiol. 1873, B. 7, S. 371. — **89.** Prudden, Beobachtungen am lebenden Knorpel. Virch. Arch. 1879, B. 15, H. 2. — **90.** G. Retzius, Zur Kenntniss vom Bau des Zellkerns. Biolog. Untersuch., Stockholm u. Leipzig 1881, S. 135 ff. — **91.** C. Ritter, Zur Histologie d. Auges. Arch. f. Ophthalmologie 1865, S. 89. — **92.** Ch. Robin, Sur les corpuscules nucléiformes des leukocytes. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1881, p. 331. — S. auch: Anatomie cellulaire desselben, 1873. — **93.** J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1. H., Leipzig 1882. — **94.** W. Schleicher, Die Knorpelzelltheilung. Arch. f. mikr. Anat. 1879, B. 16, S. 280. — **95.** Derselbe, Nouvelles communications sur la cellule cartilagineuse vivante. Bull. de l'acad. royale de Belg., 1879, 2. Sér., t. 47, Nr. 6, Juin. — **96.** M. J. Schleiden, Beiträge zur Phytogenesis. Müller's Arch. f. Anat., Physiol. u. s. w. 1838, S. 137. — **96a.** Schmitz, s. Nr. 99 d. Lit.-Verz. z. Abschn. I. — **96b.** O. Schrön, Ueber das Korn im Keimfleck und in dem Kernkörperchen d. Ganglienzellen b. Säugethieren. Moleschott's Unters. z. Naturl. B. 9, H. 2. — **97.** M. Schultze, Zur Anatomie u. Physiol. der Retina. Arch. f. mikr. Anat. B. 2, S. 175. — Derselbe, Die Retina. Cap. 36 in Stricker's Hdb. d. Lehre v. d. Geweb. — **97a.** Hans Schultze, Die fibrilläre Structur d. Nervenelemente bei Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. 1879, B. 16. — **98.** G. Schwalbe, Bemerkungen über die Kerne d. Ganglienzellen, s. Lit.-

Verz. z. Abschn. I, Nr. 85. — **99.** Derselbe, Die Retina, in Hdb. d. Ophthalmologie v. Graefe u. Saemisch, S. 420 ff. — **100.** F. Soltwedel, Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen u. s. w. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1881, B. 15, N. F. 8, S. 341. — **100a.** Stilling, s. Lit.-V. z. Abschn. I, Nr. 86. — **101.** E. Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung. 3. Aufl. 1880. — **102.** S. Stricker, Handb. d. Lehre v. d. Geweben. — **103.** Derselbe, Beobachtungen über die Entstehung des Zellkerns. Sitzungsber. d. Wien. Acad., math.-nat. Cl., B. 76, 1877, 7. Juni. — **104.** V. la Valette St. George, Ueber den Keimfleck u. die Deutung der Eitheile. Arch. f. mikr. Anat. 1866, B. II, S. 56. — **105.** A. Weismann, Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei. In: Beitr. z. Anat. u. Embryol., als Festgabe für J. Henle, Bonn, Cohen, 1882, S. 80. — **106.** E. Westphal, Ueber Mastzellen. Inaug.-Diss., Berlin 1880, 31, Jan. — **107.** E. Zacharias, Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Botan. Zeitung, Jahrg. 39, Nr. 11, S. 169.

Verzeichniss für Abschnitt III.

1. R. Altmann, Ueber embryonales Wachsthum. Sep.-Druck, Leipzig, 6. Apr. 1881. (Häufung der Kernfiguren in Ausstülpungen u. Einstülpungen des Ektoderms.) — **2.** Derselbe, Beiträge zur histolog. Technik. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1881, Nr. 44. — **3.** J. Arnold, Ueber feinere Structur der Zellen u. s. w. Virch. Arch. 1879, B. 47. — **4.** Derselbe, Beobachtungen über Kerntheilungsfiguren in den Zellen der Geschwülste. Virch. Arch. 1879, B. 78, S. 279. — **4α.** Derselbe, Die Vorgänge bei d. Regeneration epithelialer Gebilde. Ebenda 1869, S. 168. — **4a.** G. Asp, Zur Anat. u. Physiol. d. Leber. Berichte d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1873, 26. Juli. — **5.** L. Auerbach, Organologische Studien. 3. Abschnitt: Ueber Neubildung u. Vermehrung der Zellkerne. Breslau 1874. — **6.** Derselbe, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1876, Nr. 1. — **7.** Derselbe, Zelle und Zellkern. II, Nr. 4. — **7α.** Derselbe, Ueber die streifige Spindelfigur d. Zellkerne. Münch. Naturforsch.-Vers. 1877. Wien. med. Zeitg. d. J. — **7a.** C. E. von Baer, De ovi mammalium et hominis genesi. Lips. L. Voss. 1827. — **7b.** Derselbe, Ueber Entwicklungsgeschichte d. Thiere. Beobachtung u. Reflexion. Königsberg 1837. — **7c.** Derselbe, Neue Untersuch. über die Entwickl. d. Thiere. Froriep's Notizen, B. 39, Nr. 839, s. 30, 1846. — **8.** E. G. Balbiani, Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire. Compt. rend., 30. Oct. 1876. — **9.** Derselbe, II, Nr. 5. — **9a.** Derselbe, Entwicklung des Spinneneies. Annales des sciences nat. 1873, T. 18. — **10.** F. M. Balfour, On the structure and development of the vertebrate ovary. Quart. journ. of micr. science 1878. — **11.** Derselbe, On the phenomena accompanying the maturation and impregnation of the ovum. Ibid. 1878, S. 109. — **11α.** Derselbe, Notes on the development of the Araneina. Ibidem 1880, Vol. 20. — **11a.** Ch. van Bambeke, Sur les trous vitellins que présentent les oeufs fécondés des Amphibiens. Bull. de l'acad. roy. de Belg. 1870, 2. Sér., T. 30, p. 58. — **11b.** Derselbe, Recherches sur l'embryologie des Batraciens. Ibidem 1876, 2. Sér., Tom. 41, Nr. 1, p. 97. — **11c.** Derselbe, Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Ibidem 1875, Tom. 40, u. Compt. rend. 1872, p. 1056. — **11d.** Derselbe, Nouvelles recherches sur l'embryogénie des Batraciens. Arch. de Biologie par van Beneden et van Bambeke, 1880, Vol. I. — **11d**[1]. Baranetzky, Kerntheilung bei Tradescantia, II, 7. — **11e.** E. van Beneden, Recherch. sur l'embryologie des Crustacés (Asellus aquaticus). Bull. de l'acad. roy. de Belg. 1869, T. 28, Nr. 7. (Andere Arbeiten daselbst, T. 34 u. 39.) — **12.** Derselbe, Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. 1870. — **12a.** Derselbe (Gregarina gigantea) Bull. de l'acad. roy. de Belg. 1871, T. 31, Nr. 5. — **13.** Derselbe, La maturation de l'oeuf, la fécondation etc., s. II, 8a, 1875. — **14.** Derselbe, Recherch. sur les Dicyémides. Brux., Hayez, 1876. — **15.** Derselbe, Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. 1876. II, 8b. — **16.** Derselbe, Recherches sur l'embryogénie du lapin. 1880. II, 8. — **17.** R. S. Bergh, Studien über die erste Entwicklung d. Eies von Gonothyraea Lovéni. Morph. Jahrb. 1879, B. 5. — **17a.** W. S. Bigelow, Notiz über d. Theilungsprocess d. Knorpelzellen. Arch. f. mikr. Anat., 1879, B. 16, S. 457. — **18.** Bizzozero (Knochenmark) in: Morgagni, 1869. — **18a.** Derselbe, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1881, Nr. 8. — **18b.** Derselbe, Atti della r. Accadem. di med. di Torino, 1881 e 1882. — **18c.** Derselbe und A. A. Torre, Ueber die Bildung der rothen Blutkörper bei den niederen Wirbelthieren. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1882, Nr. 33, S. 577. — **18c**[1]. Derselbe, Archives italiennes de Biologie 1882, Tom. I, Fasc. 1, p. 5. — **18c**[2]. Blochmann, Bemerkungen zu einem neuen Erklärungsversuch der Karyokinese. Zoolog. Anz. 1882, Nr. 100, S. 667. — **18d.** N. Bobretzky,

Studien über die embryonale Entwicklung der Gasteropoden. Arch. f. mikr. Anat. 1876, Bd. 13, S. 95. — **18e.** Derselbe, Ueber die Bildung der Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1878, Bd. 31, S. 195. — **18f.** Derselbe, Zur Embryologie des Oniscus murarius. Ebenda, 1874, Bd. 24. — **19.** A. Brandt, Ueber die Eifurchung der Ascaris nigrovenosa: II, 12. (Andere Arbeiten desselben: ebenda). — **20.** O. Bütschli, Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden. Nova Acta Leop. Carol. 1873, Bd. 36. — **21.** Derselbe, Vorl. Mitth. über die Entwicklungsvorgänge am Ei von Nematoden und Schnecken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1875, Bd. 25, S. 201. — **22.** Derselbe, Vorl. Mittheilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheilung. Ebenda 1875, S. 426. — **23.** Derselbe, Studien über die ersten Entwicklungserscheinungen der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien 1876 dat. 1875 (Hauptwerk). — **23a.** Dersebe, Ueber die Entwicklung des Schwärmsprösslings von Podophrya quadripatita. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1876, Bd. 10, N. F. Bd. 3, S. 287. — **24.** Derselbe, Zur Kenntniss des Theilungsprocesses der Knorpelzellen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1877, S. 206. — **24α.** L. O. Cadiat, De la formation des vésicules de Graaf chez l'embryon et chez l'adulte. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1881, Nr. 1. — **24a.** E. Calberla, Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Hab. Schrift. Leipzig 1877, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. — **25.** J. T. Cunningham, Review of recent researches on Karyokinesis and Cell division. Quart. Journ. of micr. science Vol. 22, N. S., 1881. (Uebersicht der neuesten Ergebnisse über Zell- und Kerntheilung.) — **25a.** Derbès, La formation de l'embryon chez l'oursin comestible. Ann. des sciences nat. 1847, Sér. 3, T. 8, p. 80. — **26.** O. Drasch, Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Trachea. Sitz.-Ber. d. Wiener Acad. 1879, Bd. 80, III. Abth. Octob.-Heft. — **27.** Derselbe, Zur Frage der Regeneration des Trachealepithels mit Rücksicht auf die Karyokinese u. die Bedeutung der Becherzellen. Ebenda 1881, Bd. 83, III. Abth. Mai-Heft. — **28.** C. G. Eberth, Ueber Kern- und Zelltheilung. Virchow's Archiv 1867, Bd. 67, S. 523. — **28α.** Derselbe und Wadsworth, Die Regeneration des Hornhautepithels. Ebenda 1870, S. 361. — **28a.** Th. W. Engelmann, Protoplasma und Flimmerbewegung. Hermann, Handbuch der Physiologie. — **29.** Th. v. Ewetzky, Ueber das Endothel der Membrana Descemetii. Unters. aus dem pathol. Institut in Zürich 1875, III, S. 89. — **30.** W. Flemming, Weitere Mittheilungen zur Physiologie der Fettzellen, Arch. f. mikr. Anat. 1871, S. 327, Taf. 28, und: Virchow's Archiv 1872. — **31.** Derselbe: Ueber die ersten Entwicklungsverbindungen am Ei der Teichmuschel 1874: II, 27. — **32.** Derselbe, Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden 1875: I, 23. — **33.** Derselbe, Zur Kenntniss der Zelle u. ihrer Theilungserscheinungen, 1. August 1878: II, 28c. — **34.** Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle u. ihrer Lebenserscheinungen 1878, Th. I: I, 27. — **35.** Derselbe, Ueber das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung und über die Bedeutung mehrkerniger Zellen 1879: I, 26. — **36.** Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. 1880, Th. II: I, 28. — **37.** Derselbe, Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung, Supplem. zum Vorigen 1880: I, 30. — **38.** Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. 1881, Th. III: I, 31. — **39.** H. Fol, Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr. f. Nat. 1873, Bd. 7, S. 471. — **40.** Derselbe, Sur le développement des Ptéropodes. Comptes rend. Paris, Janv. 1875, T. 80, p. 196. — **41.** Derselbe, Sur le développement des Ptéropodes. Archives d. zool. exp. cb. gén., Juill. 1875, T. 4, p. 1. — **42.** Derselbe, Sur le développement des Hétéropodes. Comptes rend., Sept. 1875, T. 81, p. 472. — **43.** Derselbe, Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Arch. de zool. exp. 1876, T. 5, p. 105. — **44.** Derselbe, Sur les phénomènes intimes de la division cellulaire. Comptes rend., Oct. 1876, T. 83, p. 667. — **45.** Derselbe, Sur les phénomènes intimes de la fécondation. Ebenda, Févr. 1877, T. 84. — **46.** Derselbe, Sur quelques fécondations anormales chez l'Étoile du mer. Ebenda, Avr. 1877, T. 84, p. 659. — **47.** Derselbe, Sur le commencement d'hénogénie ch. divers animaux. Archives des sciences phys. et nat. Genève, nouv. pér., Avr. 1877, T. 80, Nr. 232, p. 439. — **48.** Derselbe (Hauptwerk), Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mémoires de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève 1879, T. 26. (Andere Arbeiten desselben s. am letzt cit. Ort u. bei E. L. Mark.) — **49.** H. Frey, Handbuch der Histologie 1874, u. frühere Auflagen. — **49a.** Frommann, Differenzirungen und Umbildungen im Protoplasma, I, Nr. 40, 39. — **49b.** Gabriel, De cucullani elegantis evolutione Diss. Berol. 1853. — **50.** Ganin (Anscheinende freie Zellbildung im Ei von Pteromalina, Kmbl. untergegangen), Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1869, Bd. 19, S. 438. — **51.** J. Gaule, Kerntheilungen im Pankreas des Hundes. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880. — **52.** F. R. S. Geddes, On the Pheno-

mena of Variegation and Cell-Multiplication in a Species of Enteromorpha. Transactions Roy. Soc. Edinburgh 1880. — **52a.** Gegenbaur, Entwicklung von Sagitta. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. in Halle 1857, Bd. 4. — **52b.** Derselbe, Zur Lehre vom Generationswechsel u. der Fortpflanzung der Medusen u. Polypen 1854 (S. 29). — **52c.** Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855 (S. 181). — **53.** A. Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke, Leipzig 1875. — **53a.** Graber, Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergleichende Embryologie der Insecten. Arch. f. mikr. Anat. 1878, Bd. IV, S. 630. — **54.** C. Grobben, Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Decapoden. Wien 1878. — **55.** A. Gruber, Der Theilungsvorgang bei Euglypha alveolata. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1881, Bd. 35, S. 431. — **56.** Derselbe, Die Theilung der monothalamen Rhizopoden. Ebenda 1881, Bd. 36, S. 104. — **57.** Günsburg und Brener, Meletemata circa evolutionem ac formas cicatricum, Vratisl. 1843, und Günsburg, Die pathologische Gewebslehre. Leipzig 1848, 2 (S. 361). — **57α.** E. Haeckel, Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Gekr. Preisschr. Utrecht 1869 (s. 18). — **57β.** J. Hanstein, Sitzungsberichte der niederrhein. Gesellsch., Bonn 1870. — **57a.** Hegelmaier, Botan. Zeitung 1880, S. 497. — **57b.** Derselbe, Dicotyledone Keime 1878 (nach Strasburger 132a citirt). — **57c.** Heidenhain, Zur Kenntniss des hyalinen Knorpels. Studien des phys. Instituts. Breslau 1863, 2. H. — **58.** A. Heller, Untersuchungen üb. die feineren Vorgänge b. d. Entzündung. Hab. Schrift, Erlangen 1869. — **59.** J. Henle, Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1871 ff., Eingeweidelehre (Theilungsfiguren in Hodenepithelzellen abgebildet, noch ohne Deutung als solche). — **60.** Derselbe, Zur Entwicklung der Krystalllinse und zur Theilung des Zellkerns 1881, II, 52. — **61.** V. Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens u. Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anat. u. Entw. 1875, Bd. 1 S. 213. — **62.** Derselbe, Physiologie der Zeugung, II, 49. — **63.** L. F. Henneguy, Division des Cellules embryonnaires chez les Vertébrés, Compt. rend. 1882, 6. mars. — **64.** O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies 1875, Th. I: II, 53. — **65.** Derselbe, Th. II des Gleichen 1877: II, 54. — **66.** Derselbe, Th. III des Gleichen, 1. Abschnitt 1878: II, 55. — **67.** Derselbe, Th. III d. Gl., 4. Abschnitt, Morphol. Jahrbuch 1878, Bd. 4, H. 2, S. 177. — **68.** R. Hertwig, Ueber den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jenaische Zeitschrift f. Nat. 1877, Bd. 11, H. 2. — **68a.** W. His, Die erste Entwicklung des Wirbelthierleibes. — **68b.** Derselbe, Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsvorgänge, Bd. 1, S. 34. (Fragliche freie Zell- resp. Kernbildung am Fischei). — **68c.** Derselbe, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Archiv für Anatomie und Physiologie 1882, Anat. Abtheilung, S. 62. — **69.** C. K. Hoffmann, Zur Entwickelungsgeschichte der Clepsinen. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. 4, Th. 1. (Weitere Arbeiten desselben s. b. Mark, a. a. O.) — **69a.** Derselbe, Zool. Anzeiger 1880, Nr. 71. (Fragliche freie Kernbildung im Fischei.) — **69b** F. A. Hoffmann, Epithelneubildung auf der Cornea. Virchow's Arch. 1870, S. 373. — **69c.** Hofmeister, Die Lehre von d. Pflanzenzelle. 1867. (Andere Arb. s. in 132a, S. 133. — **70.** H. v. Ihering, Befruchtung und Furchung des thierischen Eies und Zelltheilung, nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft dargestellt. (Pflug, Vorträge für Thierärzte. Ser. 1. H. 4, S. 101). Leipzig 1878. — **71.** Fr. Johow, Untersuchungen über die Zellkerne in den Secretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monocotylen. Diss. Bonn, 1880. — **72.** Derselbe, Die Zellkerne von Chara foetida. Botan. Zeitung 1881. Nr. 45, 46. — **72a.** Keferstein, Beiträge zur Anatomie und Entw. einiger Seeplanarien. Göttingen 1868. — **73.** E. Klebs, die Regeneration des Plattenepithels. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm. 1874. Bd. 3, S. 125. (Vortr. gl. Inhalts: Verein deutscher Aerzte in Prag, 13. März 1874.) — **74.** E. Klein, Observations of the glandular epithelium and division of nuclei. July 1879. II, 62. — **75.** Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Samenzellen u. der Bildung der Samenfäden bei d. Säugethieren. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1880. Nr. 20, 15. Mai. — **75a.** Derselbe, (Notiz über Spermatogenese) in Quart. journ. of micr. science, 1880. — **75b.** Derselbe, Atlas of Histology. — **76.** A. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 1865. — **77.** Derselbe, Die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift zur Feier des 300jährigen Bestehens d. Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg. 1882. — **78.** J. Kollmann, Ueber thierisches Protoplasma. Biolog. Centralbl. 1882, Bd. II, Nr. 3. 4. — **79.** Kowalewsky, Entwickelungsgeschichte der einf. Ascidien. Mem. de l'acad. de St. Pétersbourg. 1866, T. 10, No. 15. — **79a.** Entwickelungsgeschichte der Holothurien. Ebenda. T. 9, 7. Ser. p. 2. — **79b.** Derselbe, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Ebenda. 1869. T. 16, Nr. 12 (Taf. IV Fig. 24). — **80.** W. Krause, Centralbl. f. d. medic. Wiss. 1870, und Handb. d. menschl. Anat. Th. I,

S. 25, 147. — **80a.** Derselbe, Allgem. u. mikroskopische Anatomie. 1876. — **81.** Derselbe, Nachträge zu dem Gleichen. 1881, S. 12 ff. — **81a.** Derselbe, Besprechung von Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung. III. Aufl., in Göttingische gel. Anzeigen. 1881, Stück 47. — **82.** Krohn, Beitrag z. Entwickelungsgeschichte der Seeigellarven. Heidelberg 1849. — **82a.** Derselbe, Entwickelung der Ascidien. Müller's Archiv. 1852, S. 312. — **83.** Derselbe, Ueber die Entwickelung der Ascidien. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medicin. 1852, S. 312. — **84.** C. Kupffer, Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Archiv für mikroskopische Anatomie. 1870. Bd. VI. — **85.** Derselbe, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882, S. 1 u. 139. — **85.** Derselbe und B. Benecke, Der Vorgang bei der Befruchtung der Neunaugen. Festschrift f. Theodor Schwann, Königsberg 1878. — **85 β.** Derselbe, Arch. f. mikr. Anat. 1868. Bd. IV, 209. Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. — **85 γ.** Derselbe, Ueber Laichen und Entwickelung des Ostseehärings. Ber. d. Comm. f. Unters. der deutschen Meere. Berlin 1878. — **85 δ.** Lereboullet, Embryologie du brochet. Mém. des savants étrangers. 1853. — **85a.** Leuckart, Die menschlichen Parasiten, 1867—1876. Bd. II. — **85b.** Derselbe, Die Fortpflanzung und Entwickelung der Pupiparen. Halle 1858 (S. 67). — **85c.** Leydig, Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1854. S. 102. — **85d.** Derselbe, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, 1857 (S. 10). — **86.** G. Lott, Ueber den feineren Bau und die physiologische Regeneration der Epithelien, insbesondere der geschichteten Pflasterepithelien. Untersuchungen aus dem Inst. f. Physiol. u. Histol. in Graz, v. A. Rollett. Leipzig 1873. S. 267. — **86a.** S. Lovén, Bidrag till Kännedommen om Utvecklingen of Mollusca Acephala Lamellibranchiata. Kongel. Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Stockholm 1848, p. 13. — Im Auszug durch Creplin in Wiegmann's Arch. f. Nat. 1849. Seitdem in deutscher Bearbeitung vom Verf. selbst erschienen. — **86b.** H. Ludwig, Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1876. Bd. 26. S. 470. — **87.** E. L. Mark, On early stages in the embryology of Limax campestris. Zool. Anzeiger. II. Jahrg. 1879, 22. Sept. N. 38, S. 493. — **88.** Derselbe, Maturation, Fecundation, and Segmentation of Limax campestris, Binney. Bulletin of the Museum of comparation Zoology, Harvard College, Cambridge, Mass., U. S. A. (Bedeutendes Werk mit sehr genauer Berücksichtigung der gesammten Zelltheilungsfrage und ihrer Literatur). — **89.** W. A. Martin, Zur Kenntniss der indirecten Kerntheilung. Virchow's Archiv. Bd. 86, 1881, S. 57. — **90.** W. Mayzel, Ueber eigenthümliche Vorgänge bei der Theilung der Kerne in Epithelzellen. Centralblatt f. d. med. Wiss. 1875. Nr. 80. Dasselbe polnisch: Gazeta Lekarska, Warschau 1876. — **91.** Derselbe, Beiträge zur Lehre von dem Theilungsvorgang des Zellkerns. Gazeta Lekarska 1876, Nr. 27. — Centralbl. f. d. med. Wiss. 1877, Nr. 11. — Hofmann-Schwalbe, Jahresber. 1877. S. 36. — **92.** Derselbe, Weitere Beiträge zur Lehre vom Theilungsvorgange der Zellkerne. Gazeta Lek. Juni 1877. Bd. 23. Nr. 26. Ref. in Hofmann-Schwalbe's Jahresber. 1878. S. 25. — Centralbl. f. d. med. Wiss. 1877. Nr. 44. — **93.** Derselbe (Russisch): Ueber die Regeneration des Epithels und Ueber die Kerntheilung, Arb. aus d. hist. Lab. d. Univ. Warschau 1878. — **94.** Derselbe (polnisch), Ueber die ersten Veränderungen des befruchteten Eies und über Zelltheilung. Denkschriften der ärztl. Gesellschaft Warschau, 1878. H. 3. S. 593. Referat in Hofmann-Schwalbe's Jahresber. 1879. S. 12 und 26. — **95.** Derselbe, Ueber die Vorgänge bei der Segmentation des Eies von Würmern (Nematoden) und Schnecken. Zool. Anzeiger, 2. Jahrg. 1879, S. 280. — **96.** Derselbe, Gleicher Titel, polnisch, Gaz. Lek. Nr. 4. 1879. — **97.** Derselbe, Zelltheilung bei Insecten und Säugethierembryonen. Tageblatt der 3. Versammlung polnischer Aerzte und Naturf. in Krakau. Nr. 5. Juli 1881. Polnisch. — Ref. Hofmann-Schwalbe's Jahresber. 1882, S. 15 u. 24. — **97.** E. Mecznikow, Embryologische Studien an Insecten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1866. Bd. 16. S. 389. — **98.** Ch. S. Minot, Theorie der Genoblasten. Biolog. Centralbl. Nr. 12, 1882, S. 365. — **98 α.** F. Müller, Zur Kenntniss des Furchungsprocesses im Schneckeneie, Wiegmann's Archiv f. Nat. 1848. Bd. 14. — **98 β.** J. Müller, Ueber Synapta und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien. Berlin 1852. (S. 17, Taf. V, Fig. 5—8). — **98a.** M. Nussbaum, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich, Arch. f. mikr. Anat. 1880. Bd. 18. S. 1. — **99.** Derselbe, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. IV. Mitth. Arch. für mikr. Anat. 1882. Bd. 21. S. 28. — **99a.** Ocrastzow, Zur Morphologie der Blutbildung im Knochenmark der Säugethiere. Virchow's Arch. 1881, S. 358. — **99b.** J. Oellacher, Beiträge zur Entwickelung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Zeitschr. für wiss. Zool. 1873. Bd. 23. — **99c.** Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbel-

thierei. Arch. f. mikr. Anat. 1872, Bd. 8. S. 1. — **100**. Derselbe, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1872. Bd. XXII. — **101**. Derselbe, Ueber eine im befruchteten Forellenkeime vor den einzelnen Furchungsacten zu beobachtende radiäre Structur des Protoplasma's. Berichte des naturwissenschaftlichen Vereins zu Innsbruck. 1874. — **101a**. Owsjannikow (Entwickelung des Fischeies), Bull. de l'acad. de St. Pétersbourg 19, p. 225. — **102**. Peremeschko, Ueber die Theilung d. Zellen. Vorl. Mitth. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1878, 7. Juli, Nr. 30, S. 547. — **103**. Derselbe, Ueber die Theilung d. thierischen Zellen. Arch. f. mikr. Anat. 1879. Bd. 16, S. 437. — **104**. Derselbe. Ueber die Theilung der rothen Blutkörperchen bei Amphibien. Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 38, August, 1879. — **105**. Derselbe, Ueber die Theilung der thierischen Zellen, Fortsetz., Arch. f. mikr. Anat. 1880. Bd. 17, S. 168. — **106**. Derselbe, Zur Frage über die Theilung d. Zellenkerns. Biol. Centralbl. 1881, 30. April, S. 52. — **107**. W. Pfitzner, Beobachtungen über weiteres Vorkommen d. Karyokinese. Arch. f. mikr. Anat. 1881, Bd. 20, S. 127. — **108**. Derselbe, Ueber den feineren Bau d. bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des Zellkerns. 1881. II, 85. — **109**. Derselbe, Nervenendigungen im Epithel. 1882. II, 87. — **110**. Derselbe, Die Epidermis der Amphibien. 1880. II, 86. — **110α**. G. Pouchet, Évolutions et structure des noyaux des éléments du sang chez le Triton. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1879. Janv., Févr. — **110a**. Prévost und Dumas, Annales des sciences nat. I. Sér., Tom. II p. 110. (Entdeckung d. Furchung d. Froscheies.) — **110b**. J. Priestley, Recent Researches on the Nuclei of animal and vegetable Cells, and especially of ova. Quart. Journ. of micr. science. Apr. 1876. Vol. 16 p. 131. (Referirende Besprechung.) — **110b**. L. Ranvier, Traité technique d'histologie. 1875. (Theilung v. Leukocyten, p. 160—162.) — **110c**. Rathke, Zur Kenntniss des Furchungsprocesses am Schneckenei, Wiegmann's Arch. 1848. Bd. 14, S. 187. — **110d**. C. B. Reichert, Der Furchungsprocess u. d. sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen. Müller's Arch. 1846, S. 196 (Furchung d. Nematodeneies.) — **111**. R. Remak (Theilung rother Blutzellen beim Embryo), Med. Vereinszeitung 1841, Nr. 47. — Canstatt's Jahresber. 1841. — **111a**. Derselbe, Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere. Berlin 1855. — **111b**. Derselbe, Ueber die Theilung der Blutzellen beim Embryo. Müller's Arch. f. Anat., Phys. etc. Jahrg. 1858, S. 178 (1 Tafel). — **111c**. Derselbe, Froriep's Notizen 1845 Nr. 768. (Theilung von Muskelzellen.) — Froriep's Tagesb. Octob. 1851. — **112**. Derselbe, Ueber extracelluläre Entstehung thierischer Zellen und Vermehrung derselben durch Theilung. Müller's Arch. f. Anat. etc. 1852, S. 47 ff. — **112a**. Renaut, Archives de physiologie 1881. (Kerne farbloser Blutzellen, pl. XX, Fig. 7. — **113**. G. Retzius, Studien über die Zellentheilung. Biologische Untersuchungen, Stockholm u. Leipzig, Jahrg. 1881. S. 109. — **114**. Rindfleisch, Knochenmark und Blutbildung. Arch. f. mikr. Anat. 1880. — **114b**. Ch. Robin. Mémoire sur les globules polaires de l'ovule. Journ. de la physiol. de l'homme et des animaux. 1862, 5. avr. — **114c**. Derselbe, Sur la production du noyau vitellin. Journ. de la physiol. de l'homme et des animaux. 1862. — **115**. S. L. Schenk, Die Vertheilung des Farbstoffes im Eichen während des Furchungsprocesses. Sitzungsberichte der Wiener Acad. III. Abth. Febr.-Heft 1876. — **116**. Derselbe, Bildung der homogenen Zwischensubstanz am Eichen der Wirbellosen. Mitth. a. d. embryol. Institut, Wien 1882, S. 95. — **117**. W. Schleicher, Ueber den Theilungsprocess der Knorpelzellen. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1878, Nr. 23, Mai. — **118**. Derselbe, Die Knorpelzelltheilung. Arch. f. mikr. Anat. 1876, Bd. 16, S. 523. — **118α**. Fr. Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Halle 1879. — **118a**. Derselbe, Ueber den Bau der Zellen bei den Siphonocladiaceen. Sitzungsber. der niederrhein. Ges. f. Nat. u. Heilk. Bonn 1879, 5. Mai. — **119**. Derselbe, Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. Ebenda 1879, 4. August. — **120**. Derselbe, Untersuchungen über die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Juli 1880. II, 96a. — **121**. Schneider, Untersuchungen über Plathelminthen. Jahrb. d. oberhessischen Gesellsch. f. Nat. u. Heilk. 1873. — **122**. Derselbe, Ueber die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen, und Ueber Befruchtung. Zool. Anzeiger 1880, 12. Jan. u. 29. Mai. — **123**. F. E. Schulze, Rhizopodenstudien V. Arch. f. mikr. Anat. 1875, Bd. 11, S. 583. (Theilung von Amoeba polypodia, S. 592.) — **124**. E. Selenka, Zoologische Studien. 1. Befruchtung der Eier von Toxopneustes variegatus. — **125**. Derselbe, Ueber eine eigenthümliche Art der Kernmetamorphose. Biologisches Centralb., 1. Jahrg. 1881. — **126**. C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen. Würzburg, Arb. d. zool. zootom. Instituts, 1875. — **127**. F. Soltwedel, Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen. 1881. II, 100. — **128**. J. Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. aus dem zool.

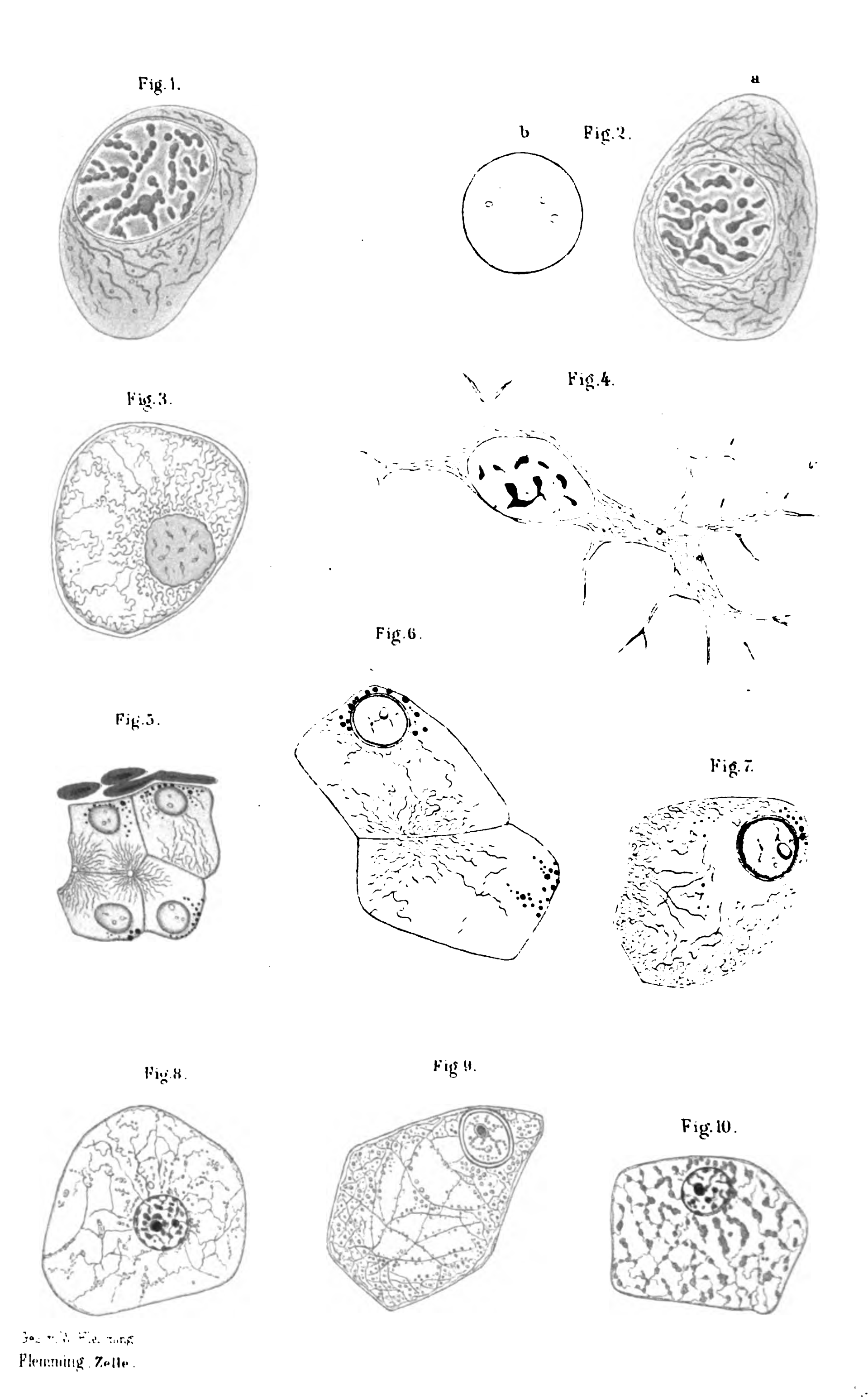
zootom. Inst. Würzburg, III. 1876. — **129.** E. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. 1. Aufl. Jena 1875. — **130.** Derselbe, 2. Auflage derselben. 1876. — **130 a.** Derselbe, Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jenaische Zeitschr. 1877, Bd. 11, S. 441. — **131.** Derselbe, Neue Beobachtung über Zellbildung und Zelltheilung. Botan. Zeitung Nr. 17, 18, 25. April 1879. — **132.** Derselbe, Ueber ein zu Demonstrationen geeignetes Zelltheilungsobject. Sitzungsber. d. Jenaischen Ges. f. Med. u. Nat. 1879, 18. Juli. — **132 a.** Derselbe, Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. 1880. — **132 b.** Derselbe, Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus. Botan. Zeitung 1880. — **133.** Derselbe, Ueber den Bau und d. Wachsthum d. Zellhäute. Jena 1882. (Konnte nur noch theilweise benutzt werden.) — **133 a.** Derselbe, Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Bonn 1882. — Arch. f. mikr. Anat. 1882, Bd. 21, 23. Sept. — **133 b.** S. Stricker, Handb. der Lehre von den Geweben. Cap. 1: Allgem. von der Zelle. — **134.** Derselbe, Beob. üb. d. Entstehung d. Zellkerns. 1877, II, 103. — **135.** E. Tangl, Die Kern- u. Zelltheilungen bei der Bildung des Pollens von Hemerocallis fulva L. Denkschriften der Wien. Acad. d. Wiss. 1882. B. XLV, m. n. Cl. — **138.** A. v. Török, Rolle der Dotterblättchen beim Aufbau der Gewebe, Centralbl. f. d. med. Wiss. 1874. No. 17, 4. April. — **139.** Derselbe, A szèklemezkék szerepe a szöveti szerkezet kifejlödécében. 1873—1874. Act. R. S. Claudiopolitan. — **140.** Derselbe, Ueber formative Differenzen in den Embryonalzellen von Siredon pisciformis. Ein Beitrag zur Histogenese des Thierorganismus. — Arch, f. mikr. Anat. B. 13, 1877, S. 756. — **141.** Treub, Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Natuurkund. verhand. d. Koninklijken Acad. van Wetenschappen, Amsterdam, 19. deel., 1878—1879, p. 35. — **141 a.** Derselbe, Sur la pluralité des noyaux dans certaines cellules végétales. Comptes rendus, 1. Sept. 1879. — **142.** Derselbe, Notice sur les noyaux des cellules végétales. Arch. de Biologie (Belg.), 1880, p. 396. — **143.** J. Tschistiakoff, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Bot. Zeitung 1875, Jahrg. 33, Nr. 1—7. — **143 a** N. Uskoff, Zur Bedeutung der Karyokinese. Arch. f. mikr. Anat. B. 21, 1882, S. 291. — **143 b.** v. La Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper, Arch. f. mikr. Anat.; 1. Bd. 1, S. 403, 2. Bd. 3, S. 263, 3. Bd. 12, S. 797, 4. Bd. 15, S. 261. **144.** R. Virchow, Ueber die Theilung der Zellenkerne. Virchow's Arch. 1857, B. II, S. 89. — **145.** Derselbe, Handbuch der spec. Pathol. u. Ther. I, S. 329. — **145 a.** Derselbe, Cellularpathologie. — **145 b.** C. Vogt, Embryologie des Salmones. Neuchatel. 1842. — **146.** A. Vossius, Ueber das Wachsthum und die physiologische Regeneration des Epithels der Cornea. Graefe's Arch. f. Ophthalm. 1881. Bd. 27, 3. (Aus dem anatom. Institut z. Rostock.) — **147.** N. A. Warneck, Ueber die Bildung und Entwickelung des Embryos bei den Gasteropoden. Bull. de la soc. impér. des Naturalistes de Moscou. 1850. T. 23 Nr. 1 p. 90. — **148.** A. Weismann, Die Entwickelung der Dipteren im Ei, nach Beob. an Chironomus sp., Musca vomitoria und Pulex canis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1864. Bd. 13, S. 159. — **149.** Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwickelungsvorgänge im Insectenei. Henle'sche Festschrift, Bonn 1882. — **150.** Ch. O. Whitman, Ueber die Embryologie von Clepsine. Zool. Anz. 1878, Juli, Nr. 1. — **151.** Derselbe, The Embryology of Clepsine. Quart. Journ. of micr. science. 1878, July, Vol. 18, p. 215. — **152.** Derselbe, Changes preliminary to Cleavage in the egg of Clepsine. Proc. Americ. Association Adv. Sci. 1879, Vol. 27, p. 263. — **152 a.** N. Wissozky, Ueber das Eosin als Reagens auf Hämoglobin und die Bildung von Blutgefässen und Blutkörperchen bei Säugethier- u. Hühnerembryonen. Arch. f. mikr. Anat. 1877, Bd. 13. S. 479. — **153.** E. Zacharias, Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. 1881, II, 107. — **153 a.** Derselbe, Ueber d. Spermatozoiden. Bot. Zeit. 1881, Nr. 50. 51, S. 9 Sep. — **154.** Zalewski, Ueber d. Kerntheilungen in d. Pollenmutterzellen einiger Liliaceen. Bot. Zeit. 1882. Nr. 29. — Eine Arbeit von Waldner, Verhalten d. Kerne bei d. Furchung des Wirbelthiereies, Ber. d. Innsbrucker nat. med. Vereins 1881, cit. in Jahresb. v. Hofmann-Schwalbe 1882, konnte ich noch nicht einsehen.

Sach- und Namenregister.

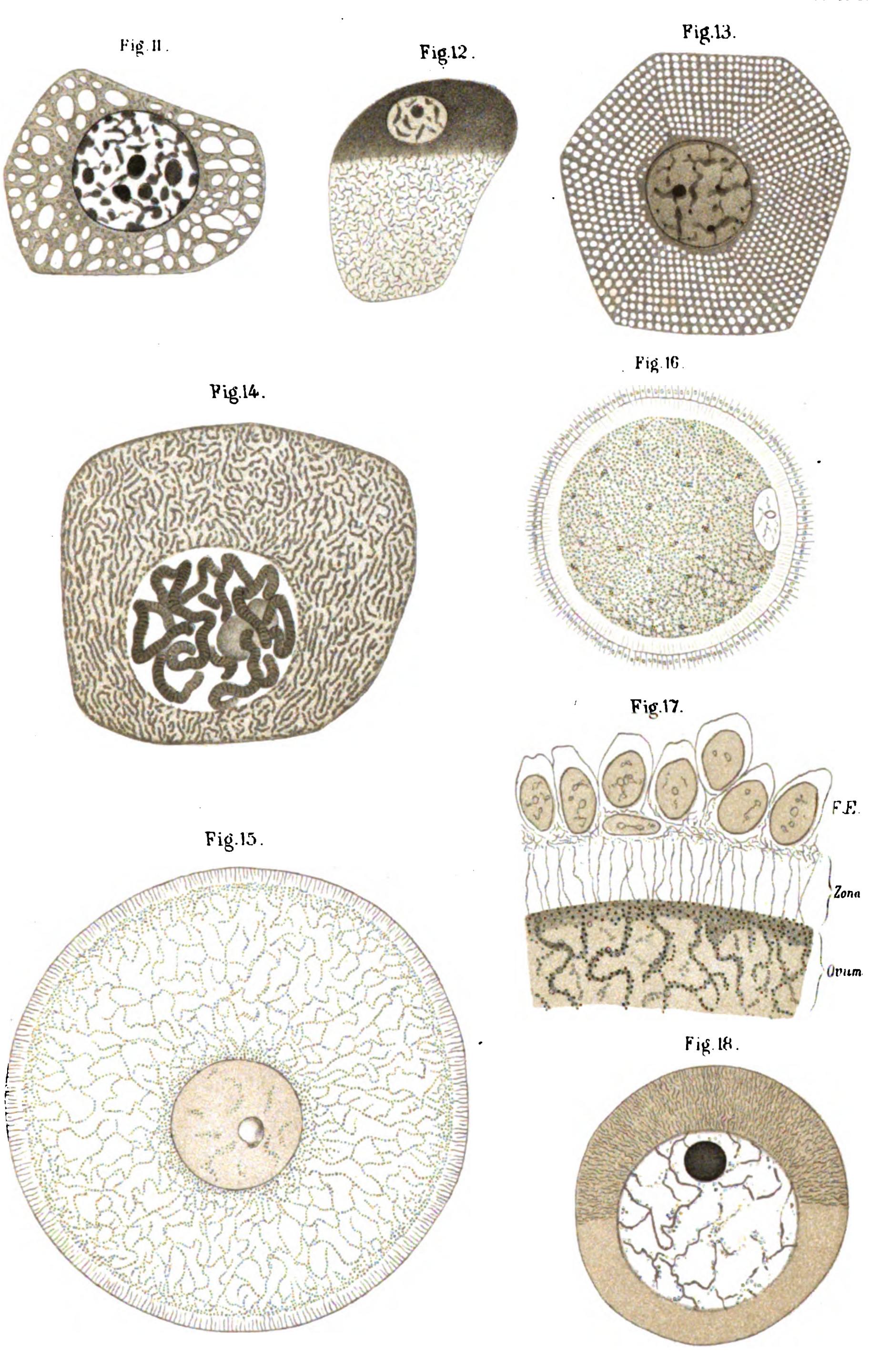
(Nummern = Seitenzahlen.)

Schriftstellerregister.

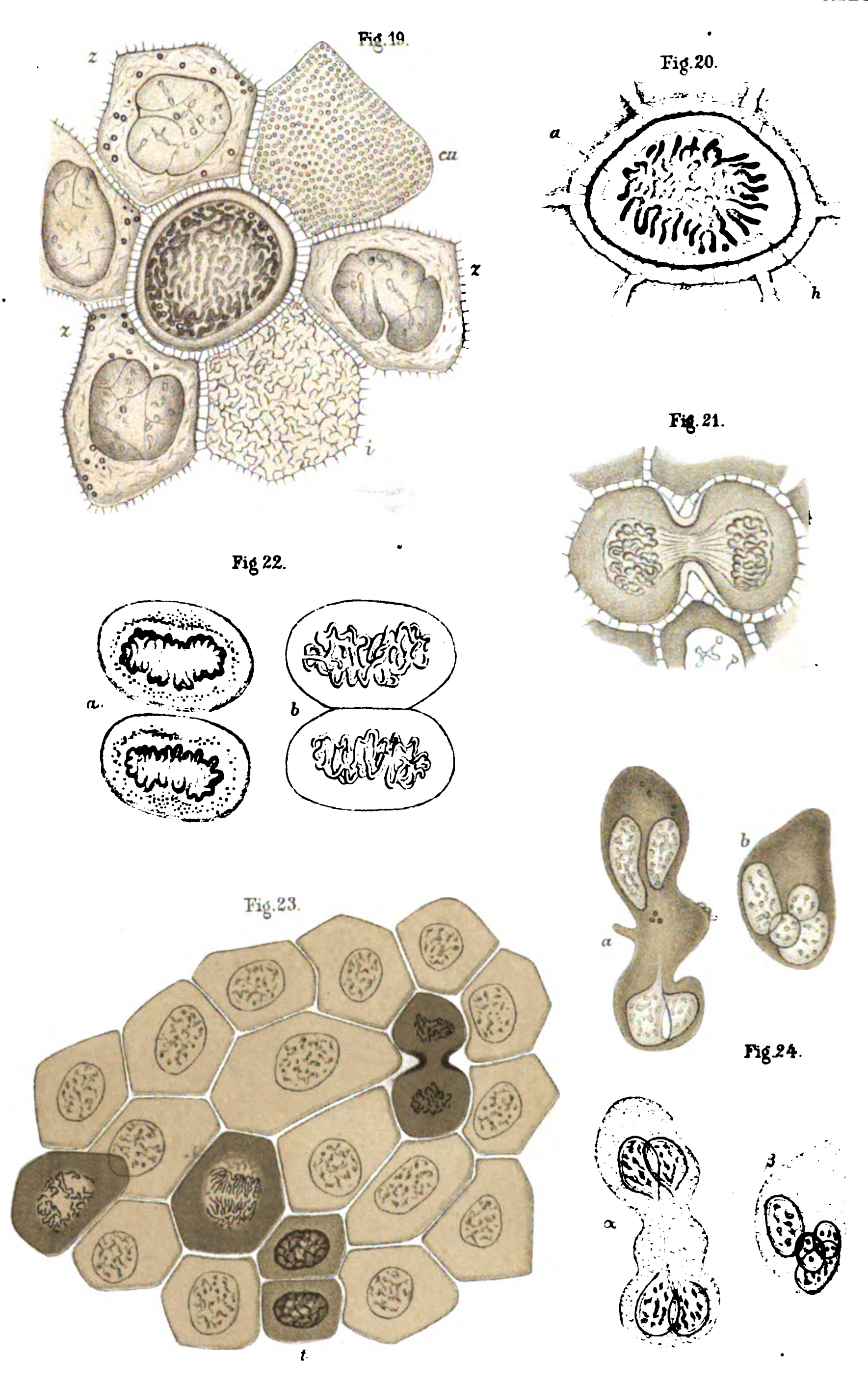
Druck von J. B. Hirschfeld in Leipzig.


Fig. 1.
a
b
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 6.
Fig. 5.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig 9.
Fig. 10.
Flemming. Zelle.

Tafel I.

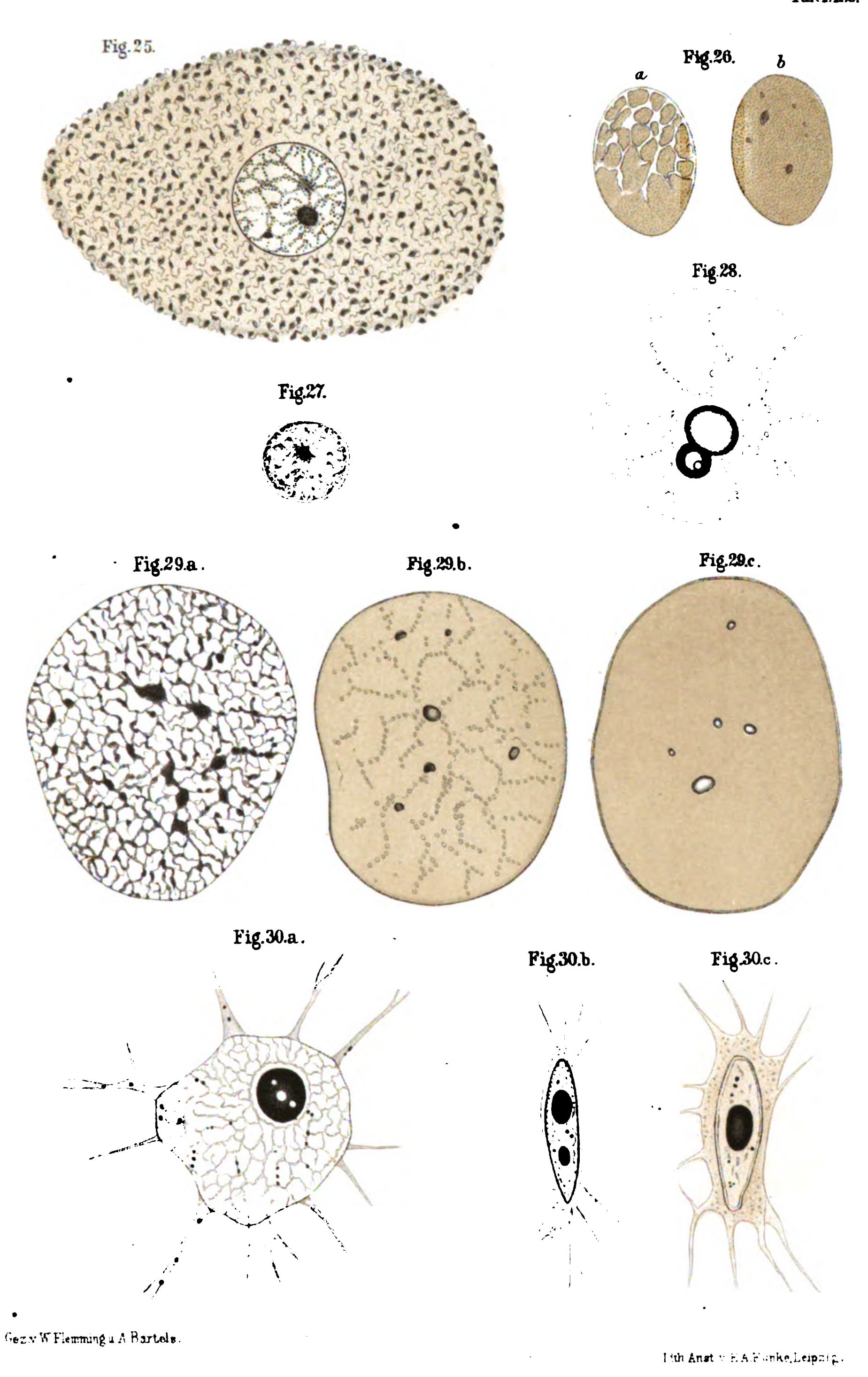


Lith Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



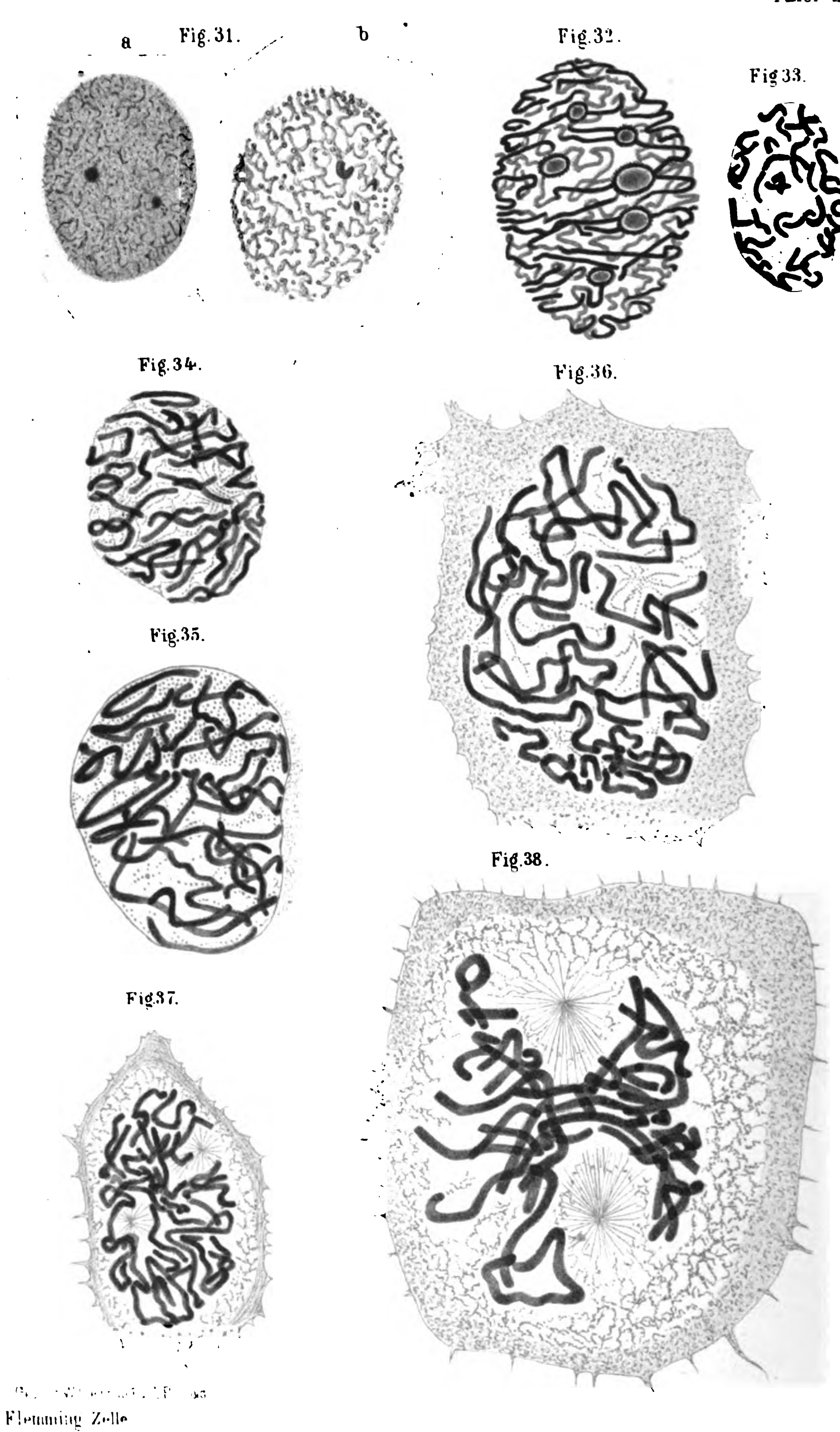
Gez. v. W. Flemming

Flemming, Zelle.

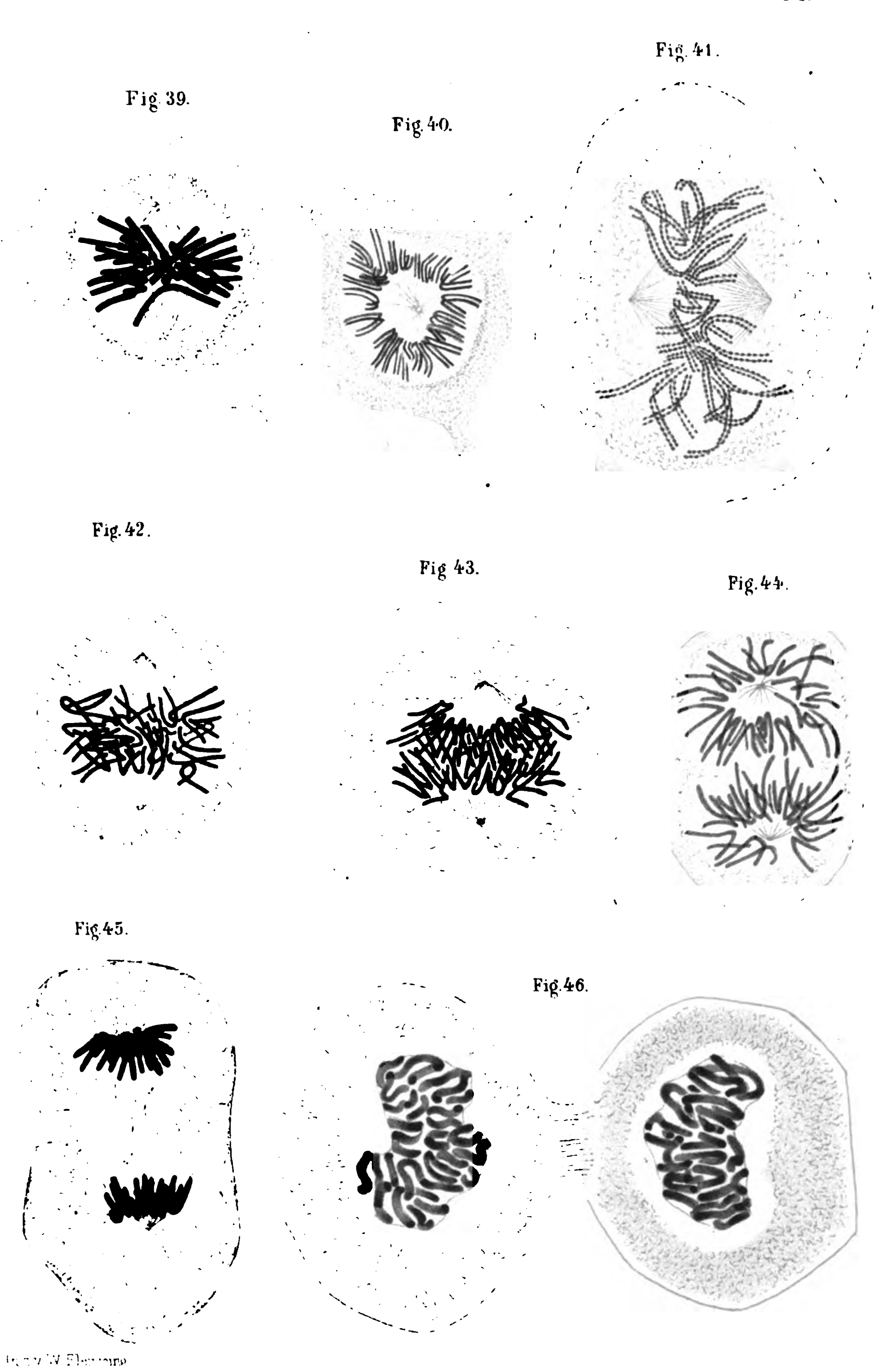


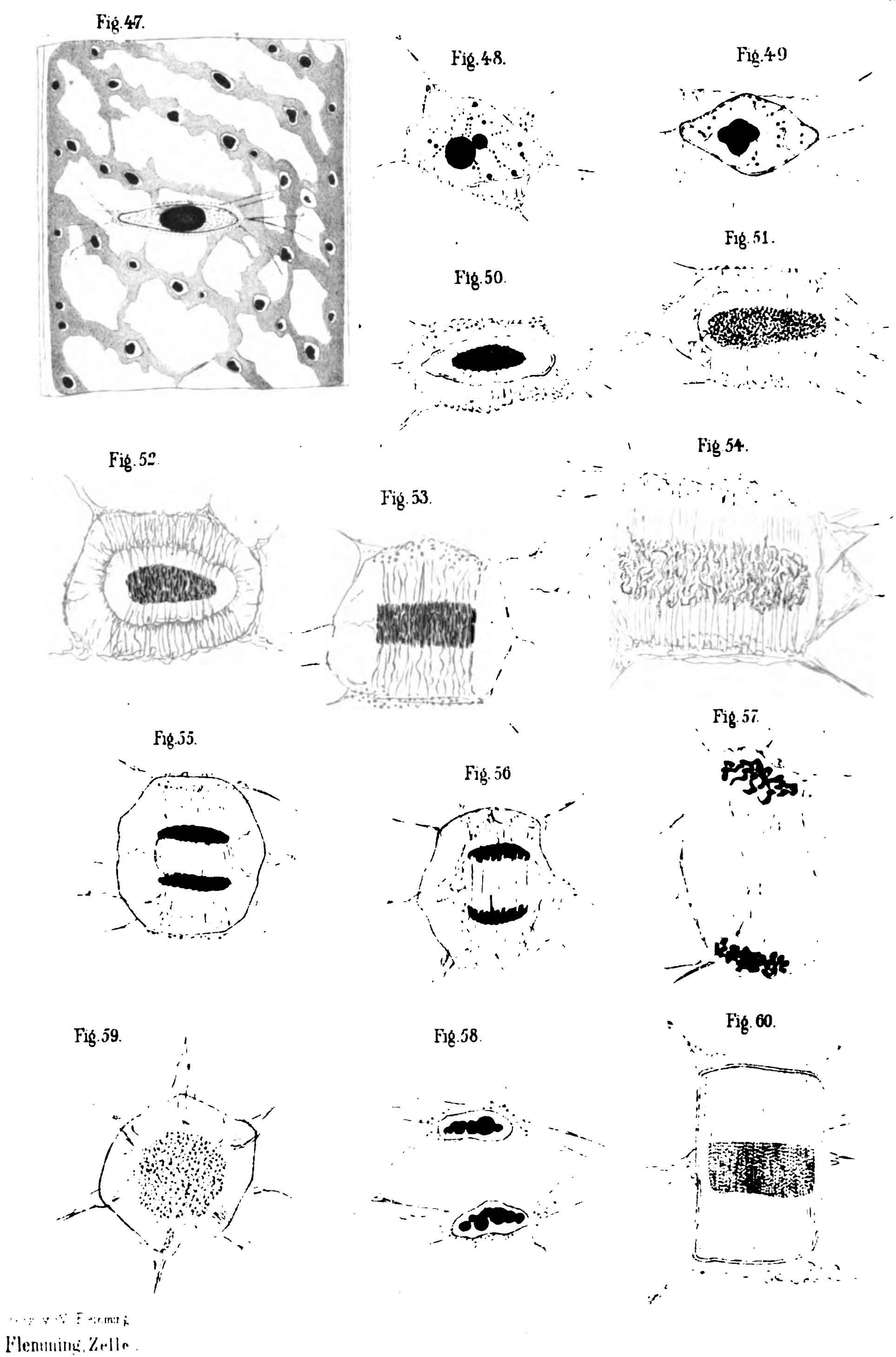
Gez. v. W. Flemming u. A. Bartels.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

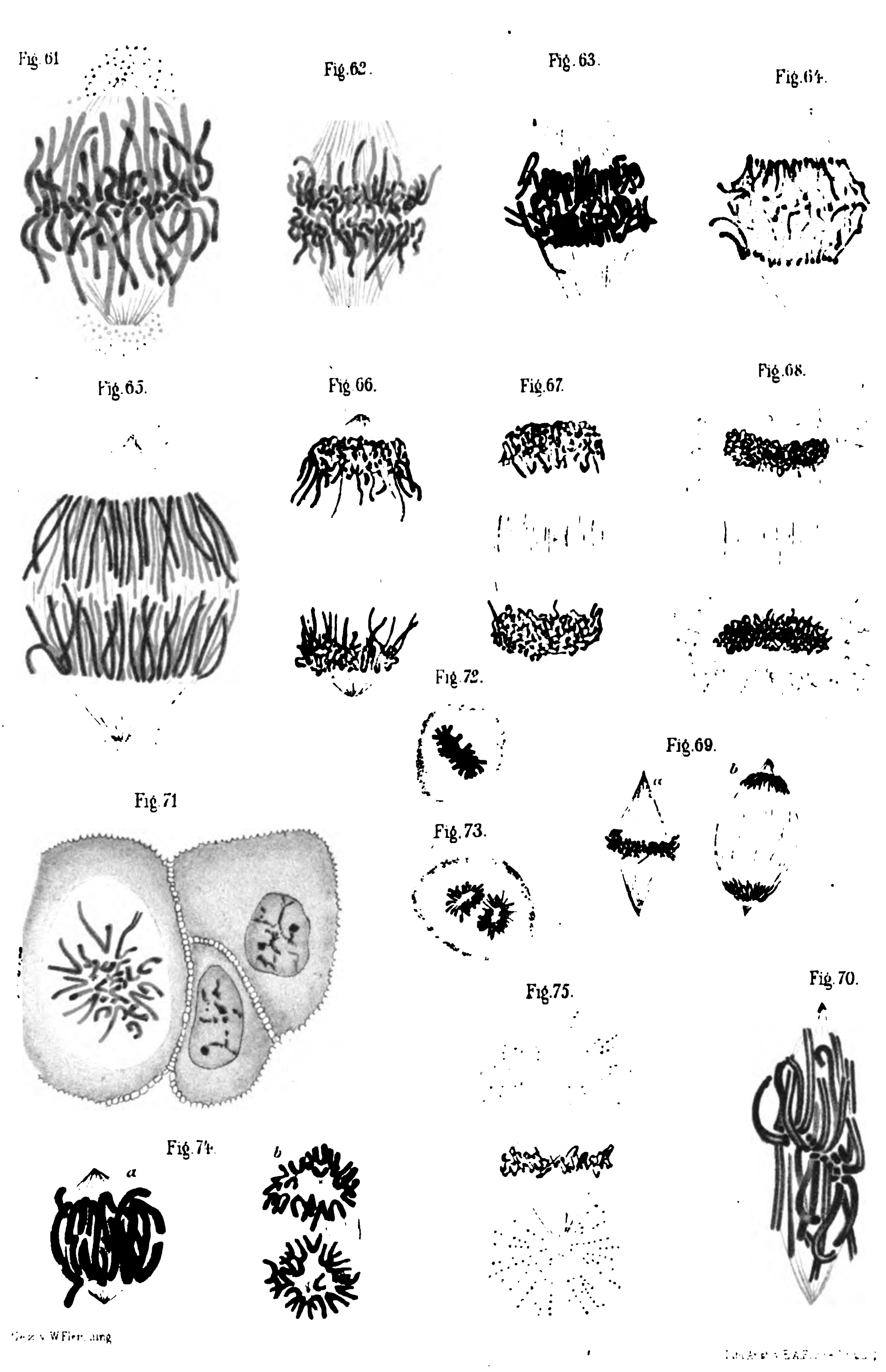

Tafel IIIa
Fig. 31.
a
b
Fig. 32.
Fig 33.
Fig. 34.
Fig. 36.
Fig. 35.
Fig. 38.
Fig. 37.
Flemming Zelle

Tafel III. b.



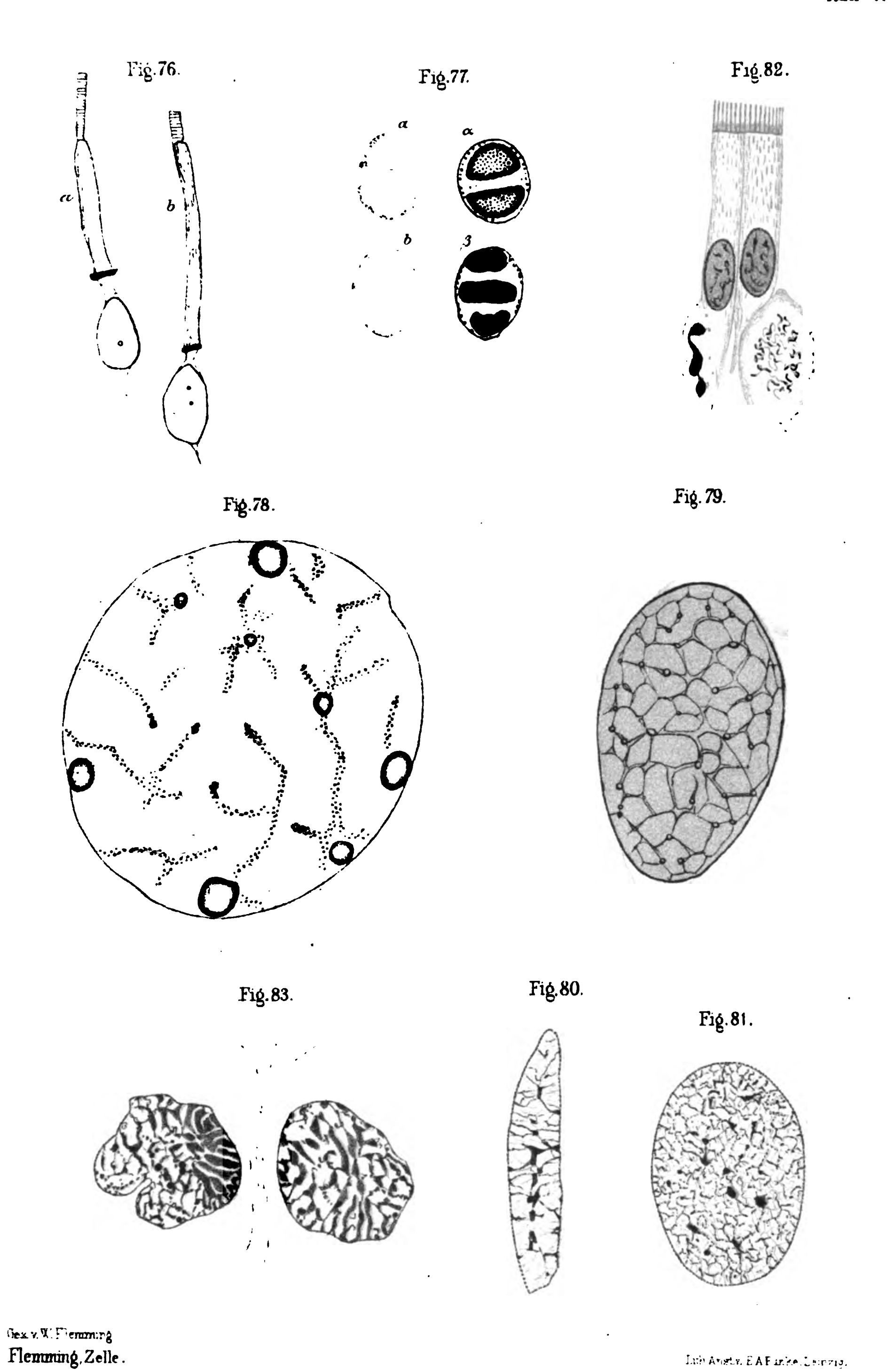


Flemming, Zelle.



Gez. v. W. Flemming

Leipzig

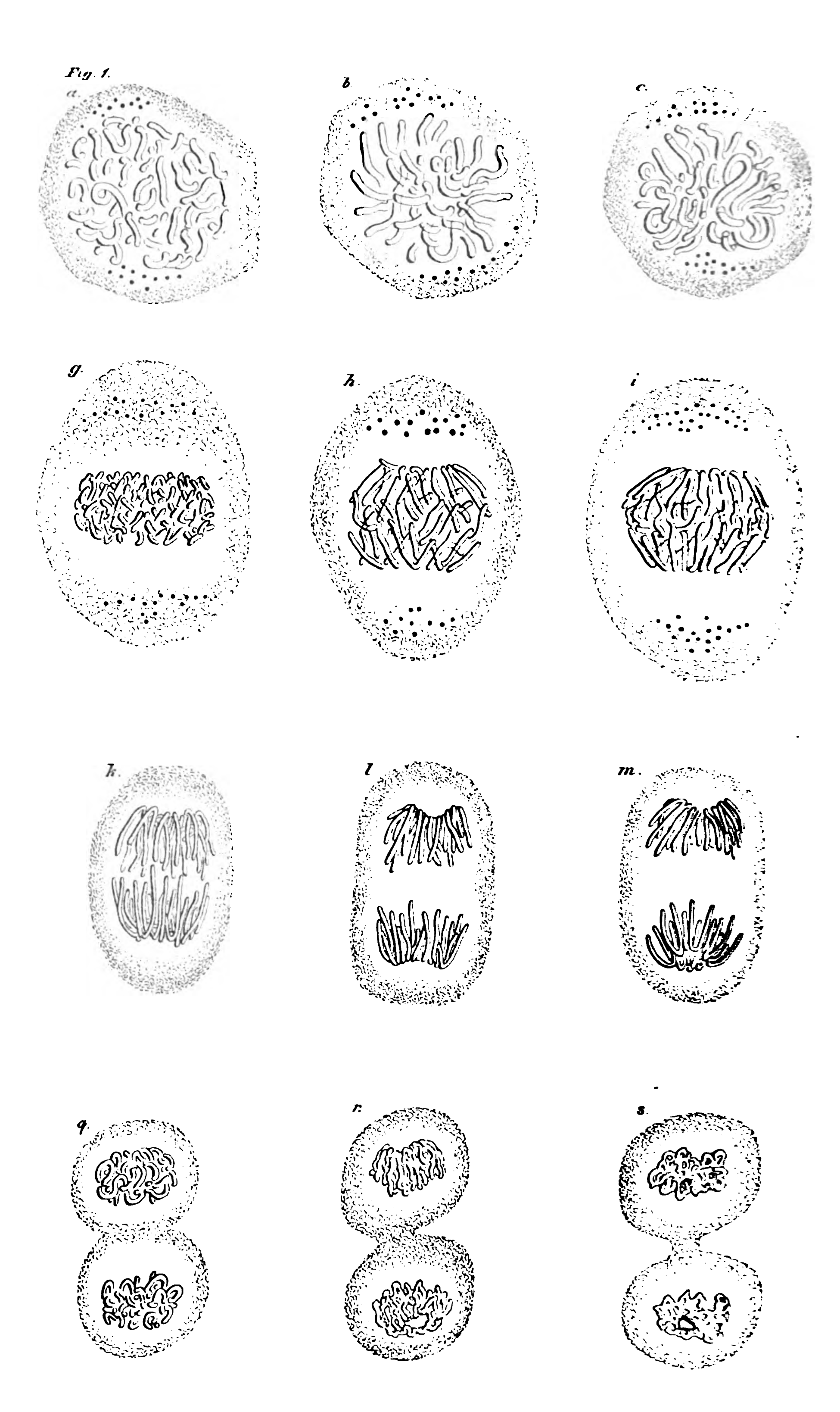


Gez. v. W. Flemming

Flemming, Zelle.

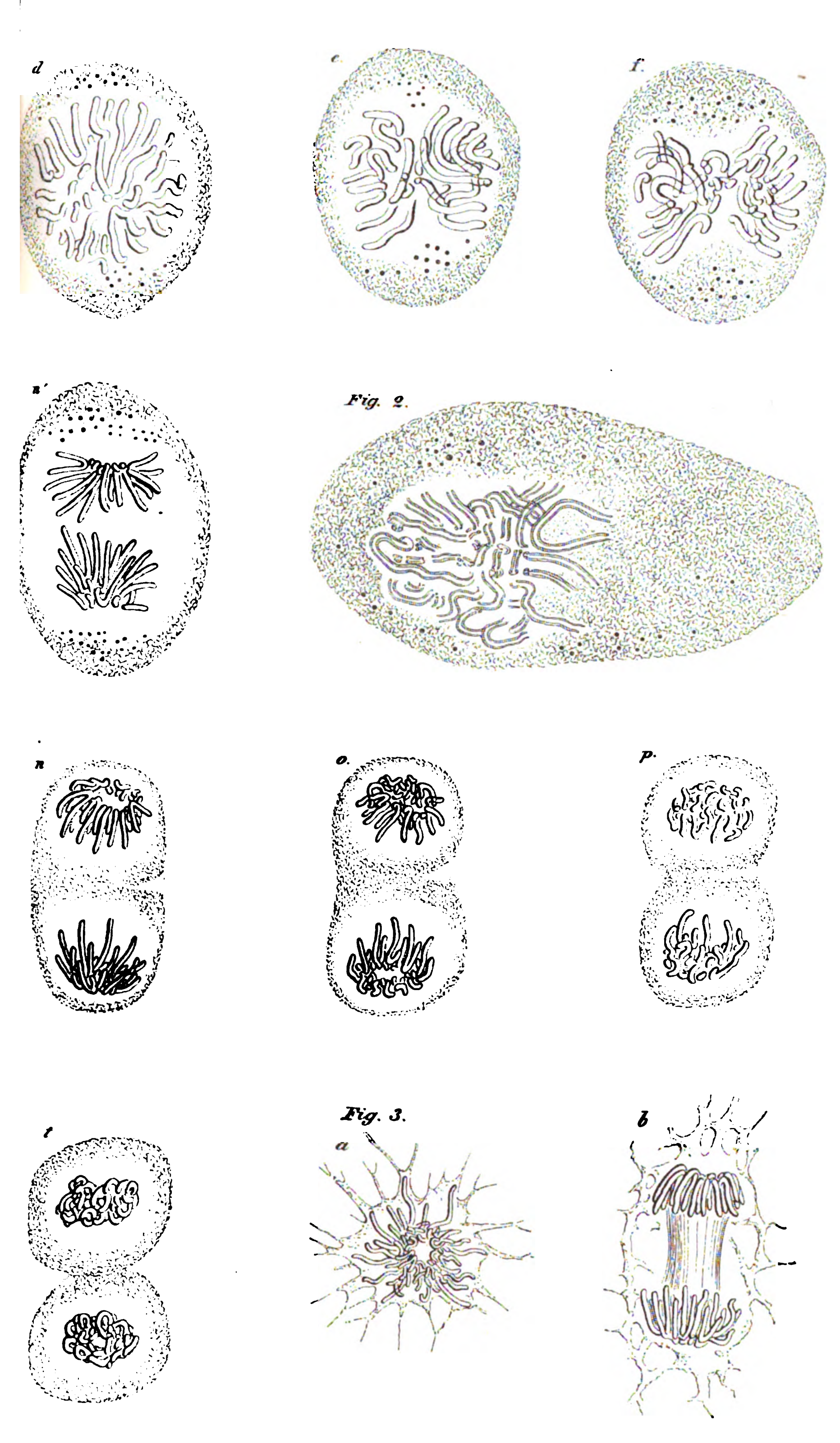
Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.

Verlag von F.C.W. Vogel in Leipzig.

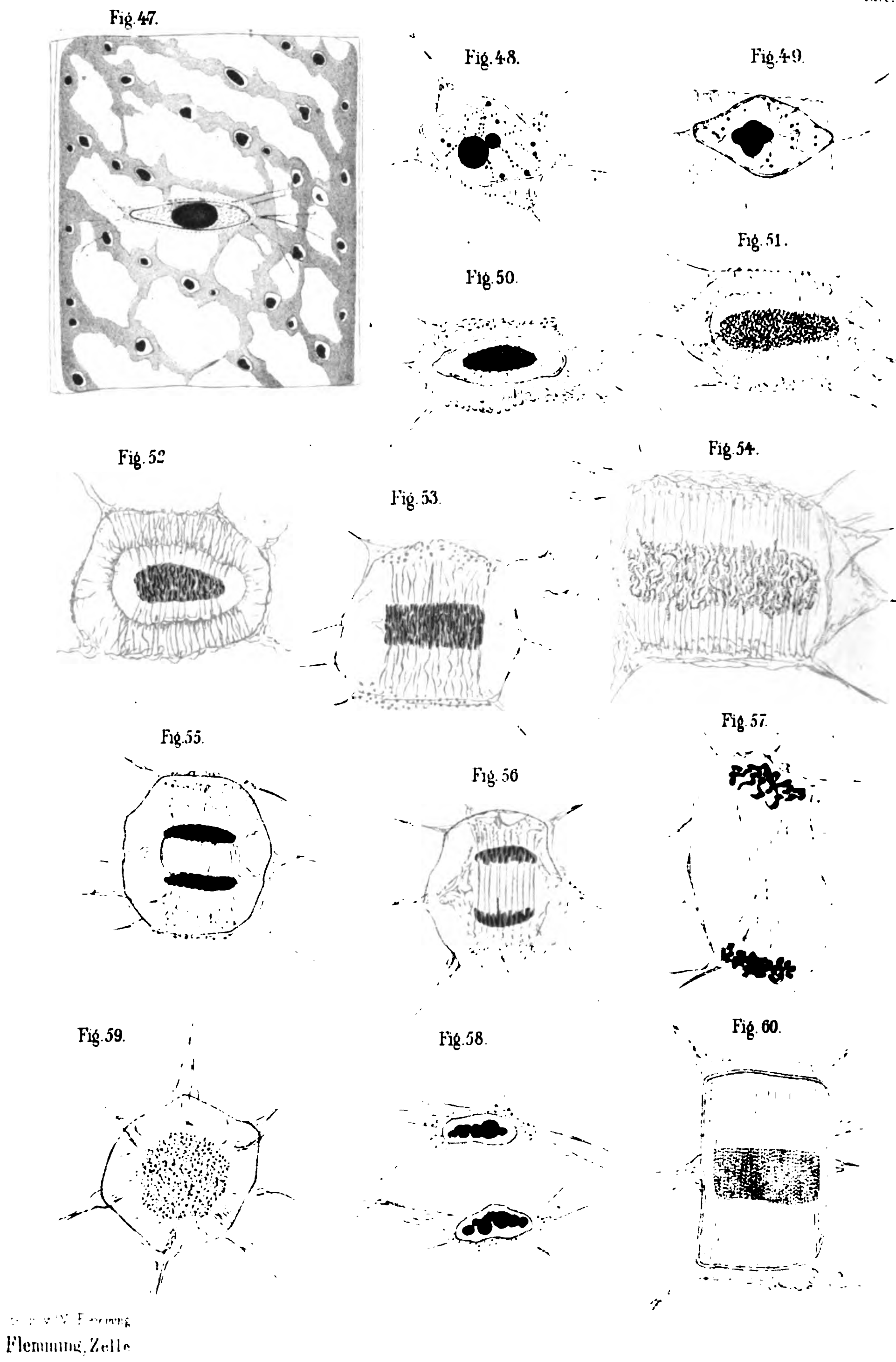


FLEMMING, Zelle.

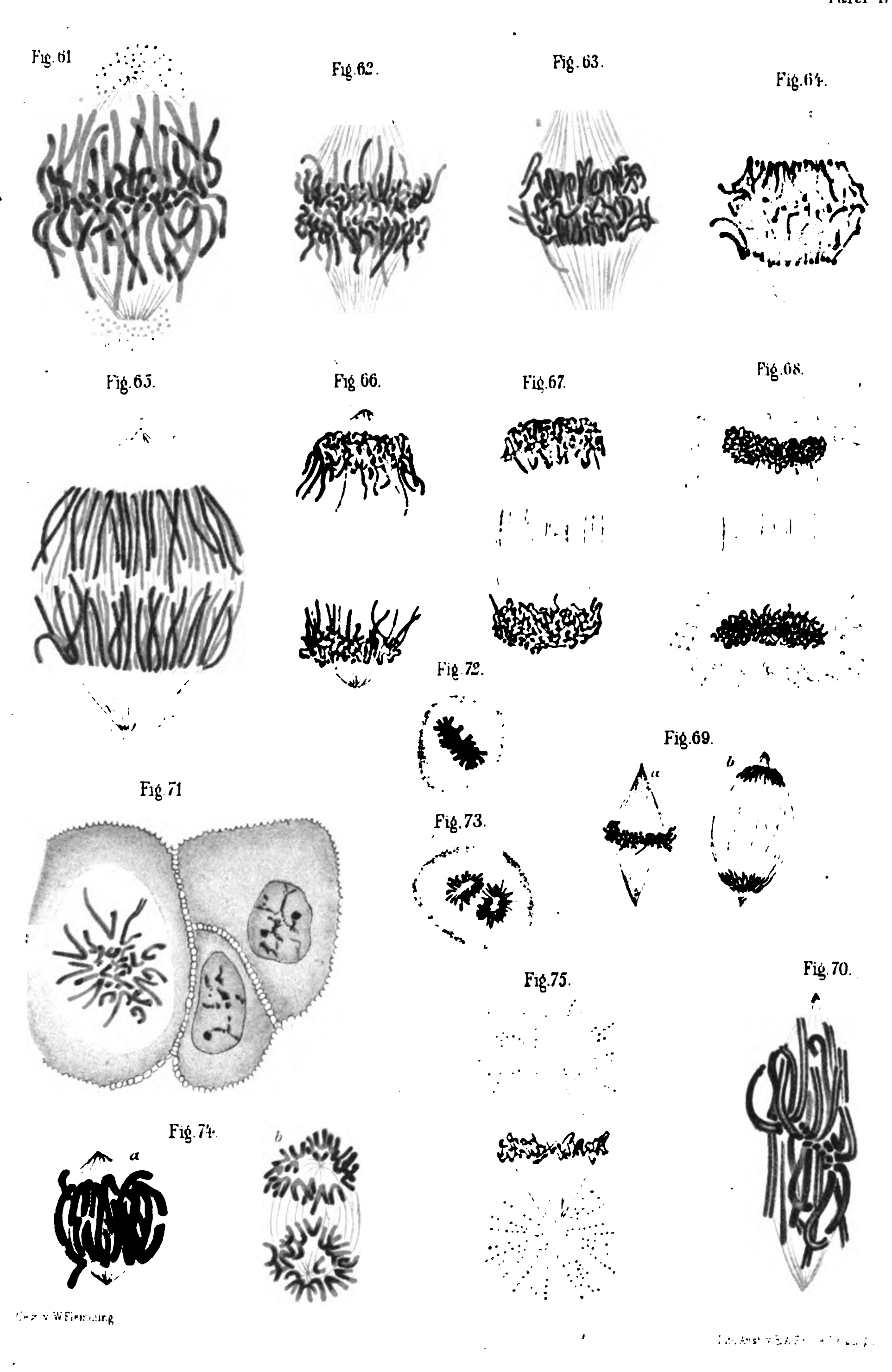
Verlag von F. C



L in Leipzig.

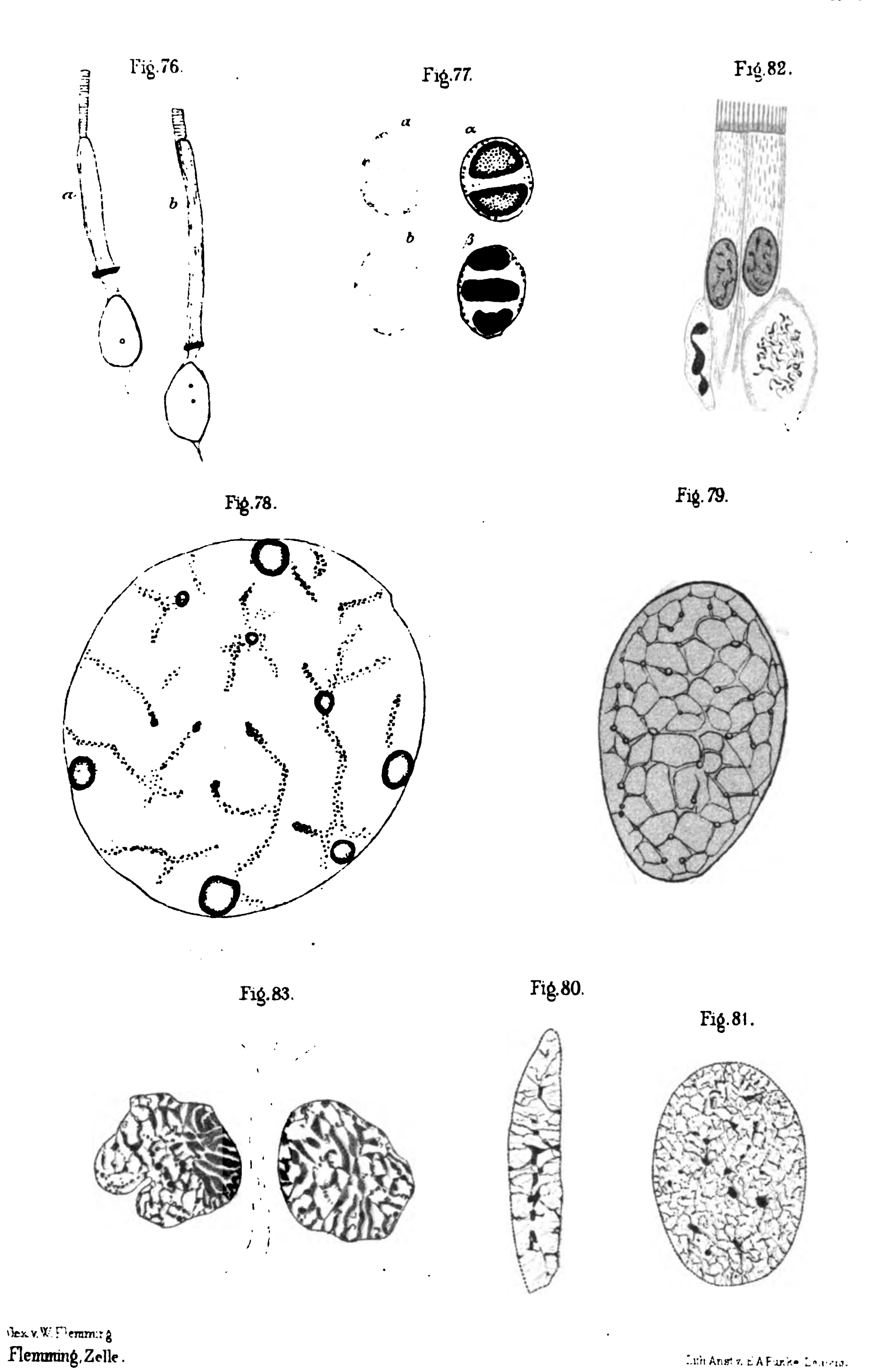


Flemming, Zelle.



Gez. v. W. Flemming

Leipzig



Gez. v. W. Flemming
Flemming, Zelle.

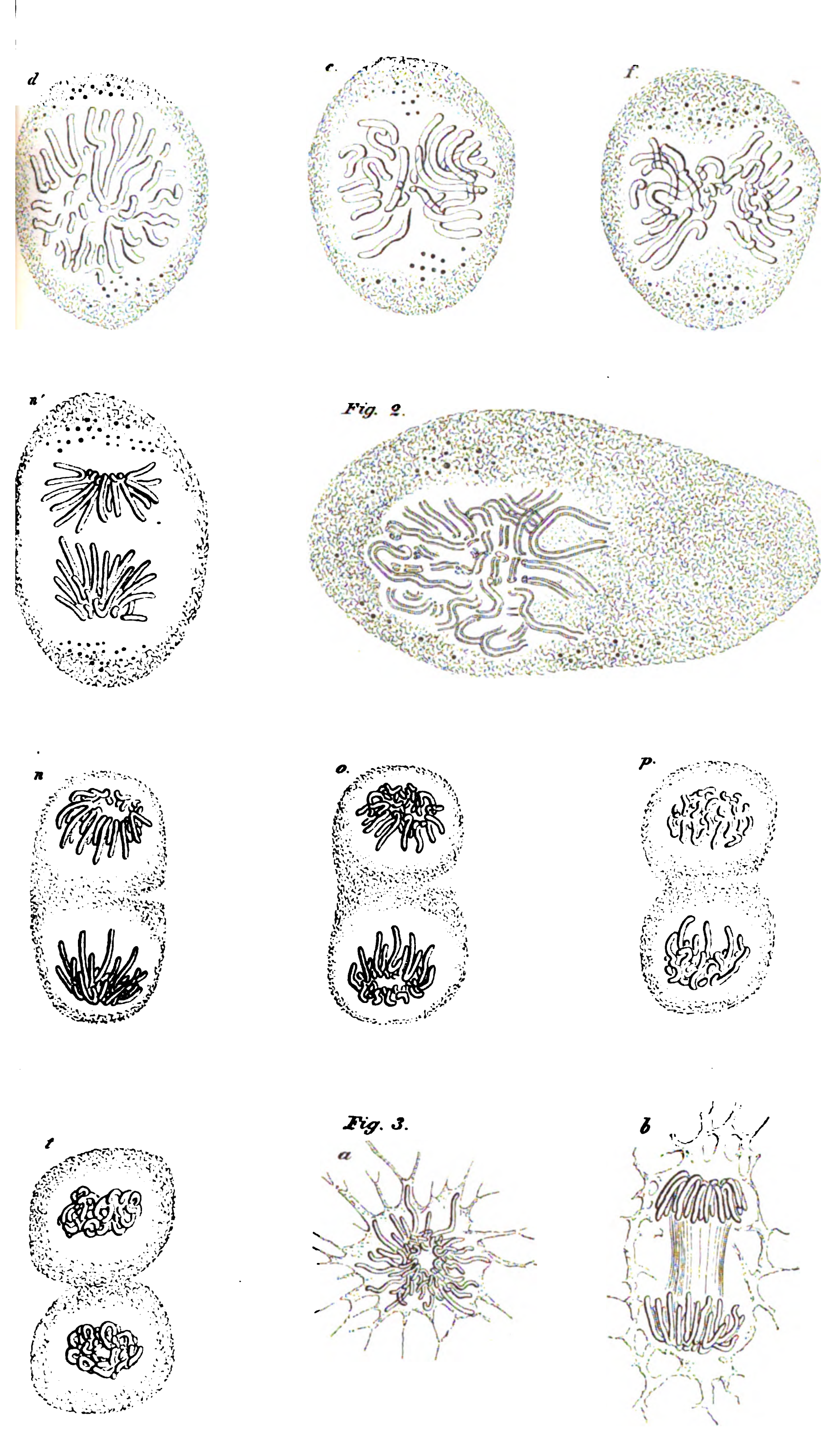
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Verlag von F. C. W. Vogel in Leipzig

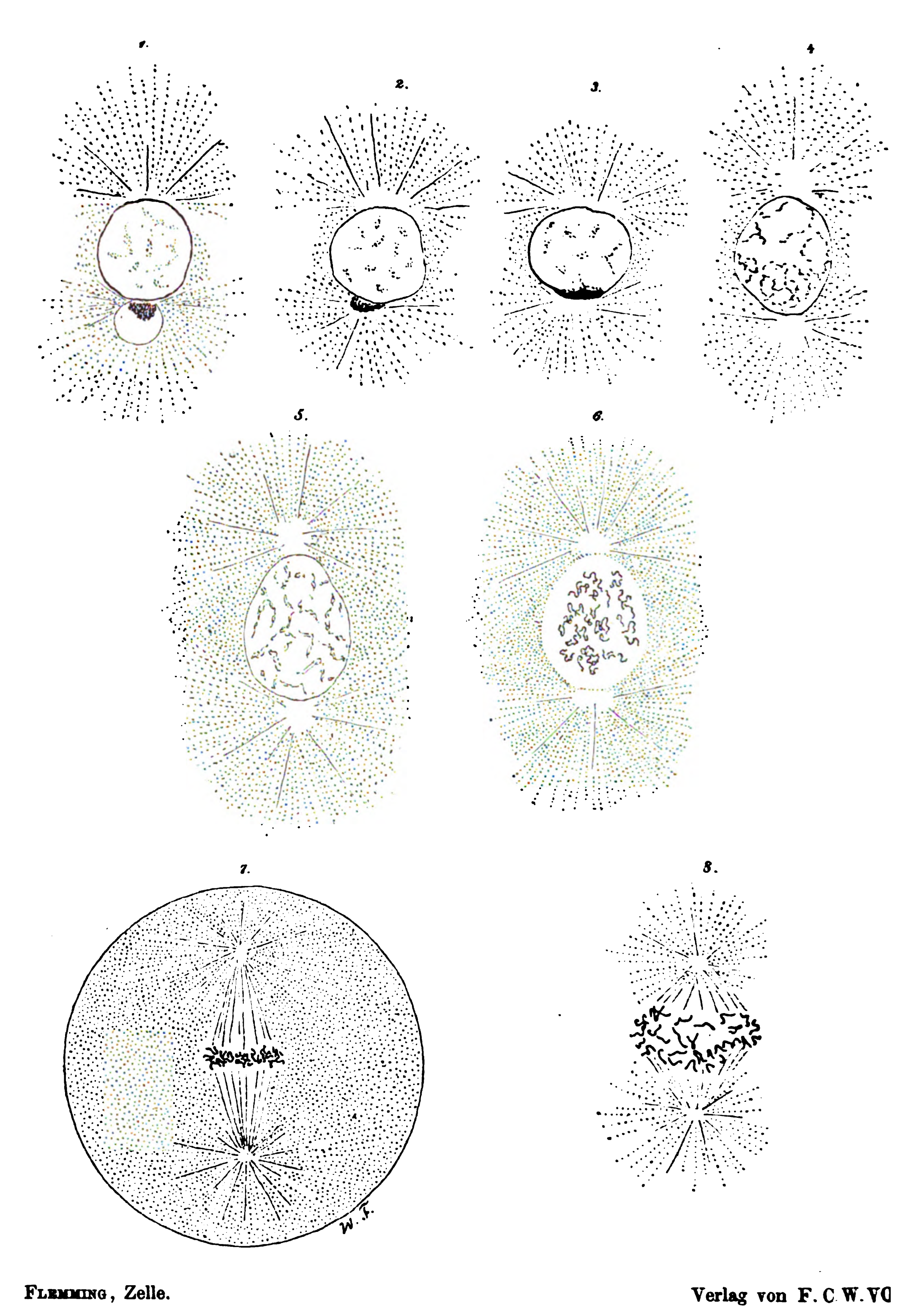


FLEMMING, Zelle.

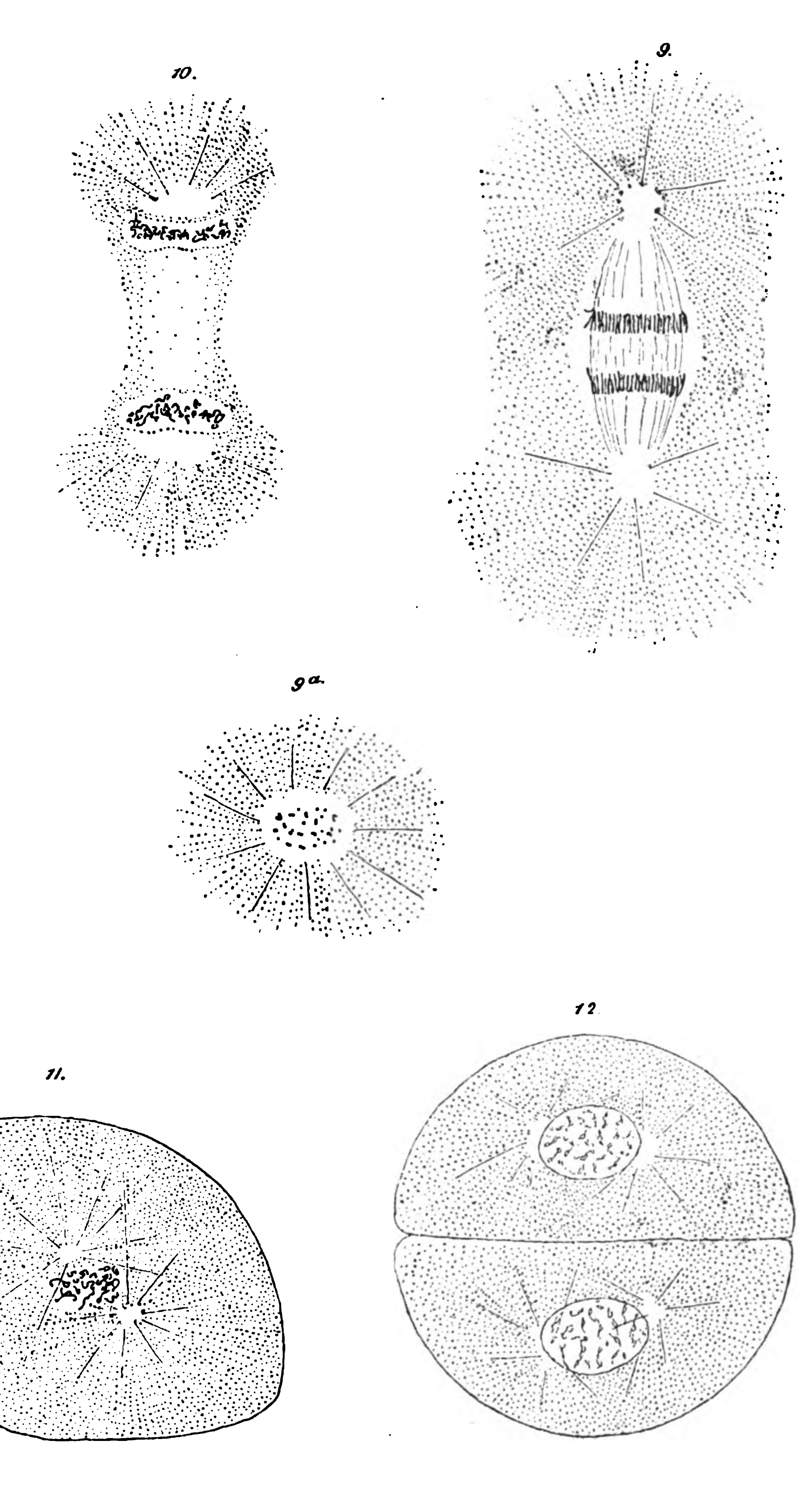
Verlag von F. C



L in Leipzig.



Verlag von F. C. W. VO



Leipzig.

